

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

CARACTÉRISATION DES HABITATS D'ALIMENTATION DU GOÉLAND À BEC CERCLÉ
DANS LE SUD DU QUÉBEC

MÉMOIRE PRÉSENTÉ
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE
PAR
MARTIN PATENAUDE-MONETTE

DÉCEMBRE 2011

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de ce mémoire se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.01-2006). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

AVANT-PROPOS

Ce mémoire de maîtrise vise à comprendre les déplacements de quête alimentaire d'un oiseau colonial omnivore et ce, dans un environnement urbain et péri-urbain. À ce titre, le Goéland à bec cerclé (*Larus delawarensis*) du Sud du Québec m'a servi de modèle d'étude. Ce mémoire est divisé en trois parties, dont une introduction générale, un chapitre principal sous forme d'article scientifique et une conclusion générale. Le chapitre principal a été rédigé en anglais avec la collaboration de mon directeur de maîtrise, Jean-François Giroux, de l'Université du Québec à Montréal, et de mon codirecteur de maîtrise, Marc Bélisle, de l'Université de Sherbrooke. Cet article sera soumis à la revue *Journal of Animal Ecology*. J'ai assumé l'élaboration du projet, la récolte des données durant 2 saisons, la compilation et l'analyse des données ainsi que la rédaction de la première version et des versions subséquentes du mémoire. Jean-François Giroux a assuré la supervision de la collecte des données, des analyses de données et de l'interprétation des résultats. Marc Bélisle a participé à l'élaboration des protocoles pour la collecte de données, aux analyses statistiques et à l'interprétation des résultats. Ils ont tous les deux révisé différentes versions du mémoire.

Je tiens à remercier en premier lieu mon directeur de recherche, Jean-François Giroux, pour son aide et ses encouragements. Il sait mettre sa grande expérience en recherche au service de ses étudiants, tout en leur laissant la liberté d'innover. Je lui suis reconnaissant de m'avoir offert de participer au démarrage d'un nouveau projet de recherche, une expérience des plus stimulantes. Je remercie également mon codirecteur, Marc Bélisle. Son sens critique, de même que son pragmatisme, ont été précieux pour orienter ce projet d'envergure. Ses conseils statistiques ont aussi été précieux pour s'assurer de la rigueur des analyses.

Je suis aussi très reconnaissant envers nos deux techniciens de terrain, Francis St-Pierre et Mathieu Tremblay. Sans eux et leur organisation logistique du terrain, la collecte de données aurait été impossible. Forts de leur expérience, ils ont aussi fourni de précieux conseils lors de l'élaboration des protocoles de terrain, pour en assurer la rigueur et

l'efficacité. Ils nous ont aussi permis d'innover lors des captures et du marquage des oiseaux. Je tiens aussi à remercier particulièrement Mathieu Tremblay pour le travail de dissection et de tri de bols alimentaires. Un travail ardu et peu ragoûtant, mais essentiel. Merci aussi à Geneviève Turgeon, Ericka Thiériot, Jenny Guillemette et Valentin Nivet-Mazerolles pour leur contribution au tri des bols alimentaires.

Je tiens à remercier mes collègues de laboratoire, François Racine, Ericka Thiériot, Catherine Pilote, Cécile Girault et Florent Lagarde pour tous leurs précieux conseils et les discussions enrichissantes. Je remercie François Racine, Ericka Thiériot et Cécile Girault pour leur aide sur le terrain. Je suis reconnaissant envers Cécile Girault pour ses conseils pour les analyses statistiques et géomatiques. Je remercie Catherine Pilote de m'avoir accompagné lors des congrès de l'ACFAS et de la SOC. Je suis aussi reconnaissant envers Mélanie Desrochers, géomaticienne au Centre d'étude de la forêt, pour son aide en géomatique. Je voudrais aussi souligner les précieux conseils que m'a apportés Simon Benhamou lors du calcul du temps de résidence. Je suis aussi reconnaissant envers Regina Zamojska pour les analyses calorimétriques.

J'aimerais remercier les stagiaires de terrain qui m'ont aidé lors du projet : Geneviève Turgeon, Philippe Joyal, Claudie Landry, Catherine Bessette et Clotilde Pialat. Je tiens aussi à remercier les personnes suivantes pour leur collaboration au projet : Pierre Brousseau du Service canadien de la faune, Pierre Molina de Services environnementaux Faucon, Simon Mercier de Waste Management et Sandra Messih de Chamard et associés. Je suis aussi reconnaissant envers Giacomo Dell'omo et son équipe. Malgré un service à la clientèle hasardeux, je n'aurais pas pu obtenir des résultats aussi intéressants sans le consignateur de données GPS qu'ils ont conçu.

Je remercie Marie-Pier Léger-St-Jean pour la révision de mon anglais écrit. Je suis également reconnaissant envers Olivier Deshaies, Sébastien Auger, Émilie Chalifour, Émilie d'Astous et David Lévesque qui ont partagé à un moment ou un autre mon parcours académique et avec qui j'ai eu des conversations enrichissantes sur l'écologie, la recherche

universitaire, les statistiques et l'épistémologie. Je remercie mes parents pour leur soutien et leur PC sous Windows, précieux pour communiquer avec les balises GiPSy. Je suis aussi très reconnaissant envers Frédérique Nadeau-Marcotte, ma compagne de vie, pour son soutien, ses encouragements et sa très grande patience. Finalement, je désire exprimer mes remerciements les plus sincères envers les dizaines de goélands manipulés lors du projet, qui n'ont rien demandé et qui ont parfois été sacrifiés pour la science.

TABLES DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS	iii
LISTE DES FIGURES	viii
LISTE DES TABLEAUX.....	x
RESUME	1
INTRODUCTION	3
Sélection d'habitats	3
Écologie du déplacement	5
Complémentarités des approches analytiques.....	6
Populations de Laridés	7
Nuisances attribuées aux Laridés.....	8
CHAPITRE I	
FORAGING MOVEMENTS OF BREEDING RING-BILLED GULLS IN A HETEROGENEOUS LANDSCAPE: WHICH HABITAT IS THE BEST?.....	11
SUMMARY	11
1.1 Introduction.....	13
1.2 Methods.....	16
1.2.1 Study area	16
1.2.2 Telemetry	17
1.2.3 Gull Surveys	18
1.2.4 Diet and calorimetric analyses	19
1.3 Data analysis	20
1.3.1 Telemetry	20
1.3.2 Resource selection function	21
1.3.3 Residence time analysis	23

1.3.4 Surveys	24
1.3.5 Diet & Calorimetry	24
1.4 Results.....	24
1.4.1 Characteristics of Foraging Trips.....	25
1.4.2 Selection of a Spatial Scale.....	25
1.4.3 Resource Selection Function.....	26
1.4.4 Residence Time Analysis.....	31
1.4.5 Foraging Behaviour, Diet and Food Quality.....	34
1.5 Discussion.....	38
1.5.1 Energetic trade-offs in intensive cultures, landfills, and transshipment centres.....	40
1.5.2 Time constraints in urban areas	42
1.6 Conclusion	43
CONCLUSION.....	45
Écologie du déplacement et sélection d'habitats	45
Habitats d'alimentation du Goéland à bec cerclé.....	46
Gestion des populations de Goélands à bec cerclé.....	48
REFERENCES	51

LISTE DES FIGURES

Figure	Page
A Nombre de nids de Goéland à bec cerclé dans la région de Montréal	8
1.1. Land cover types	17
1.2. The mean coefficient of variation (CV) of the residence.....	26
1.3. Frequency of residence times computed.	27
1.4. The use of agricultural lands by Ring-billed Gulls	31
1.5. The proportion of time spent foraging by Ring-Billed Gulls.....	35
1.6. Diet of Ring-billed Gull chicks and breeding adults from the Deslauriers Island	36
1.7. Mean energy values in kilojoules of food obtained by Ring-billed Gulls.	37

LISTE DES TABLEAUX

Tableau	Page
1.1. Cover percentage of eight habitat types available in the foraging range	27
1.2. Summary of <i>a priori</i> models considered to explain the probability that a Ring-billed Gull will forage in a patch.....	28
1.3. Mixed-effects averaged logit RSF	29
1.4. Summary of <i>a priori</i> models considered to explain the risk that a Ring-billed Gull leave a patch	32
1.5. Mixed-effects averaged COX model	33
1.6. Mean dry mass and mean energetic value of nine food items categories gathered in three habitat types.	38

RÉSUMÉ

L'acquisition de nourriture est cruciale pendant la saison de reproduction des animaux, affectant particulièrement l'aptitude (*fitness*) de ceux qui rapportent de la nourriture à leur progéniture. Les oiseaux reproducteurs en quête alimentaire sont soumis à des contraintes inhérentes à leur état et à celui de leur progéniture, en plus des contraintes liées à la répartition spatiale et temporelle hétérogène des ressources et du risque de prédation. Ces contraintes mènent à des compromis impliquant l'énergie, le temps, la nutrition et le risque de prédation: il en résulte une séquence de localisations spatiales qui forment un déplacement. Mon objectif principal était de d'identifier la présence d'un tel compromis et d'identifier ses déterminants, à travers les déplacements de quête alimentaire du Goéland à bec cerclé (*Larus delawarensis*) durant la période de la nidification. On suggère souvent que la densité élevée de goélands cause des problèmes en zones urbaines (e.g. propagation de micro-organismes pathogènes), mais le manque d'information sur son comportement empêche les autorités d'adopter des mesures de gestion éclairées. En 2009-2010, les déplacements quotidiens de 109 goélands adultes entre la colonie de nidification de l'île Deslauriers (Montréal) et les sites d'alimentation ont été enregistrés avec des consigneurs de localisations GPS de haute précision. De plus, le comportement alimentaire des adultes a été caractérisé par des observations hebdomadaires dans chaque type d'habitats. Des bols alimentaires de juvéniles et d'adultes ont aussi été récoltés. Pendant l'incubation, les goélands sélectionnaient fortement les terres agricoles de cultures annuelles où le travail de préparation des sols augmente la disponibilité d'annélides en surface. Les goélands sélectionnaient aussi les lieux d'enfouissement technique et les centre de transbordement où ils obtiennent non pas seulement une plus grande masse de nourriture, mais aussi une nourriture qui a un contenu énergétique moyen plus élevé que dans tout autre milieu. Par ailleurs, les contraintes de temps liées à l'incubation et à l'élevage semblaient inciter les goélands à éviter les milieux urbains où les opportunités d'alimentation sont très dispersées spatialement et temporellement.

- - - - -

INTRODUCTION

SÉLECTION D'HABITATS

Les besoins à combler par les animaux au cours de leur vie sont multiples : acquisition de nourriture, appariement pour la reproduction, défense contre les prédateurs, etc. Plusieurs choix s'offrent à eux pour répondre à ces besoins tels que choisir un site où se nourrir et quels aliments ingérer, choisir son partenaire et le moment de la reproduction. Ces choix s'expriment par des comportements limités par diverses contraintes (e.g. énergétiques, temporelles, physiologiques) issues entre autres des animaux eux-mêmes, de leur progéniture et des habitats disponibles. Tout comportement résulte d'un compromis reflétant ces diverses contraintes (Krebs et Davies, 1997). En écologie comportementale, le paradigme d'optimisation étudie les coûts et les bénéfices des comportements, en tant que réponses aux besoins des animaux. Il est possible de tester les avantages de différents compromis, et donc de différents comportements. Il s'agit de développer une fonction de l'aptitude (*fitness*), en liant une devise de l'aptitude à optimiser (e.g. gain énergétique, taux d'ingestion, etc.) aux contraintes imposées aux individus (Krebs et Davies, 1997).

Des concepts importants, comme la distribution libre et idéale (Fretwell et Lucas, 1969) et la théorie de la quête alimentaire depuis un point central (*central-place foraging theory*; Orians et Pearson, 1979), ont été élaborés dans le cadre du paradigme d'optimisation pour décrire les comportements optimaux dans l'acquisition de ressources alimentaires. Le gain net en énergie est une des devises d'aptitude couramment utilisées dans les modèles du paradigme d'optimisation, bien qu'étant seulement une mesure des bénéfices que l'individu retire à court terme de son comportement (Gaillard *et al.*, 2010; Krebs et Davies, 1997). Par exemple, même si la valeur reproductive d'un individu est fonction de ses réserves nettes en énergie, le gain net en énergie d'un individu dans une parcelle ne nous informe pas directement de son succès reproducteur. La réserve nette en énergie est fonction du gain en énergie dans les parcelles visitées, des coûts en approvisionnement dans les parcelles et des coûts de déplacement à l'aller et au retour des parcelles (Olsson *et al.*, 2008).

Les modèles de la distribution libre et idéale et de la théorie de la quête alimentaire depuis un point central sont généralement applicables à des expérimentations à très petites échelles. Ces dernières permettent souvent de négliger le déplacement et les contraintes qui y sont liées (coûts de déplacement, information incomplète sur la qualité des parcelles et information incomplète la présence de congénères aux parcelles; Bernstein *et al.* 1991; Beauchamp *et al.* 1997). Malgré des tentatives de prendre en compte le déplacement (Olsson *et al.* 2008), ces modèles sont difficiles à appliquer par des expérimentations à l'échelle du paysage. Le caractère incertain de l'information sur les parcelles ainsi que les capacités limitées de déplacement et de navigation ne peuvent pas être négligées (Lima et Zollner, 1996; Zollner et Lima, 1999; Nathan *et al.*, 2008).

Alors que les modèles du paradigme d'optimisation ont surtout été étudiés par des expérimentations à fine échelle, d'autres modèles ont été développés pour décrire la sélection d'habitats par des animaux à l'échelle du paysage (Manly, 2002). Un habitat est défini comme un ensemble de variables biotiques et abiotiques distinct d'autres ensembles (Beyer *et al.*, 2010). Un habitat est sélectionné par un individu lorsqu'il est utilisé de manière disproportionnée par rapport à sa disponibilité qui est liée à son abondance et modifiée par son accessibilité (Buskirk et Millspaugh, 2006). La comparaison des habitats utilisés et des habitats disponibles permet d'établir des fonctions de sélection de ressources (FSR) (Manly, 2002). Diverses méthodes statistiques permettent à travers ces fonctions d'étudier la relation entre l'utilisation des habitats et leur disponibilité, en établissant le rôle de diverses covariables environnementales dans le processus de sélection (Manly, 2002). Toutefois, l'élaboration de FSR pose plusieurs difficultés. On doit *a priori* définir arbitrairement la disponibilité des habitats pour la population animale étudiée, en supposant que l'animal est un organisme omniscient qui connaît parfaitement la disponibilité des ressources sur son territoire (Lima et Zollner, 1996). Il faut souligner qu'une variation de la disponibilité peut faire varier grandement les résultats des analyses de sélection d'habitats (Mysterud et Ims, 1998, Beyer *et al.*, 2010). De plus, la plupart des FSR ne considèrent pas la variation d'accessibilité des habitats : la supposition est faite que tous les habitats dans l'aire d'étude sont également accessibles (Beyer *et al.*, 2010; Gaillard *et al.*, 2010). Déterminer adéquatement l'utilisation des habitats n'est pas non plus sans difficultés : c'est souvent

l'occupation (présence ou absence) qui est notée, sans discriminer le comportement des individus à chaque localisation spatiale (Barraquand et Benhamou, 2008; Beyer *et al.*, 2010). Par exemple, en étudiant la sélection d'habitats d'alimentation, les habitats utilisés sont ceux où les individus s'attardent pour leur recherche alimentaire, ingestion d'aliments, etc. Les habitats utilisés à d'autres fins ne devraient pas être classés comme des habitats utilisés pour l'alimentation.

ÉCOLOGIE DU DÉPLACEMENT

Malgré la limite de portée de certaines analyses, le nombre d'études publiées sur le déplacement animal est en constante augmentation (Holyoak *et al.*, 2008). Toutefois, au-delà des considérations méthodologiques, la majorité de ces études décrivent seulement l'occurrence du déplacement ou les facteurs environnementaux qui influencent son occurrence. Peu d'études se sont intéressées à expliquer les déplacements de quête alimentaire tout en les liant aux besoins et aux contraintes des animaux en déplacement (Holyoak *et al.*, 2008; Owen-Smith *et al.*, 2010). Pour concilier l'écologie comportementale et l'écologie du paysage, plusieurs auteurs ont souligné le besoin d'utiliser de nouvelles approches en se basant sur le développement rapide des méthodes de télémétrie et des systèmes d'information géographique (Shick *et al.*, 2008; Cagnacci *et al.*, 2010). Nathan *et al.* (2008) stipulent que la localisation géographique, composante élémentaire du déplacement, résulte d'un compromis issu des contraintes intrinsèques à l'individu (état physiologique, capacités de déplacement et de navigation) et de contraintes externes liées à l'environnement biotique et abiotique. Dans le cadre du paradigme d'optimisation, le déplacement est un comportement ayant des coûts et bénéfices, surtout à l'échelle du paysage où les ressources ont une répartition spatiale particulièrement hétérogène. L'estimation des coûts et bénéfices, et ultimement l'estimation des performances individuelles et de l'aptitude, est difficile à mesurer. Toutefois, l'évolution de la technologie dans le domaine de l'écologie spatiale a permis le développement de nouvelles approches analytiques pour dépasser la simple documentation de l'occurrence du déplacement. Elles ouvrent progressivement la voie vers la quantification des impacts du déplacement sur les performances individuelles (Gaillard *et al.*, 2010).

COMPLÉMENTARITÉS DES APPROCHES ANALYTIQUES

Pour pallier aux limites des FSR et faire le pont avec l'écologie comportementale, Fauchald et Tveraa (2003) ont proposé d'inférer la sélection d'habitats à partir de l'intensité d'utilisation des sites fréquentés par les animaux. Pour estimer l'intensité d'utilisation, ils utilisent le temps de résidence des individus à travers le paysage, ce qui peut être calculé de différentes façons (Johnson *et al.*, 1992; Barraquand et Benhamou, 2008). Dans tous les cas, le temps de résidence varie selon le comportement des animaux, lesquels alternent généralement entre déplacements rapides et aires restreintes de recherche où ils réduisent leur vitesse et augmentent le nombre de virages (*area-restricted search*, *ARS*; Kareiva et Odell, 1987). Ainsi, le temps de résidence peut servir à discriminer les localisations où les individus sont en recherche intensive de nourriture des localisations où ils sont en déplacement. Il s'agit de fixer un seuil de temps en se basant sur des considérations biologiques de l'espèce étudiée. Avec des données de présence seulement, issues par exemple de la télémétrie GPS, la comparaison entre les localisations de recherche alimentaire et les localisations de déplacement permet d'établir une FSR à partir du paysage expérimenté par les individus (Freitas *et al.*, 2008). On peut ainsi surpasser deux difficultés des FSR classiques: la définition subjective de la disponibilité des habitats et l'absence de discrimination entre l'utilisation d'un habitat et la simple occurrence.

Des analyses complémentaires peuvent aussi minimiser les mauvaises interprétations des FSR (Bastille-Rousseau *et al.*, 2010). Selon certains modèles classiques du paradigme d'optimisation, le temps de résidence dans une parcelle devrait diminuer avec la qualité de la parcelle et augmenter avec sa distance à partir d'un point central (Stephens and Krebs 1986). Ces suppositions doivent être nuancées. Un individu peut quitter une parcelle après satiation, avant l'épuisement de la ressource dans la parcelle (Iwasa *et al.*, 1981; Bastille-Rousseau, *et al.*, 2011). Le temps de résidence peut aussi être influencé par la stratégie de recherche alimentaire dans chaque habitat. Par conséquent, la collecte de données sur les comportements aux sites d'alimentation, sur la qualité des parcelles et sur les facteurs individuels devient nécessaire à l'interprétation d'une analyse de sélection d'habitats (Owen-Smith *et al.*, 2010). L'analyse de la variation du temps de résidence peut aussi apporter une

information supplémentaire sur la qualité des habitats et le comportement des individus dans ces habitats : un individu peut effectuer le même nombre d'arrêts dans deux habitats différents, mais demeurer systématiquement plus de temps dans un des deux habitats. À ce titre, la combinaison de FSR, d'une analyse du temps de résidence et d'inventaires sur le terrain devrait fournir une bonne base pour l'étude de la quête alimentaire optimale et la sélection d'habitat à l'échelle du paysage.

POPULATIONS DE LARIDÉS

Au cours du dernier siècle, plusieurs populations de Laridés ont connu une croissance rapide partout à travers le monde. L'augmentation de la disponibilité des sites de nidification (baisse du niveau de l'eau et la création d'îles artificielles) et la multiplication des sources de nourriture anthropiques (lieux d'enfouissement technique (LET), terres agricoles et casse-croûtes en milieu urbain) seraient largement à l'origine de la croissance des populations nicheuses (Conover, 1983; Pons, 1992; Duhem *et al.*, 2008). La croissance de la population nord-américaine de Goélands à bec cerclé (*Larus delawarensis*) représente bien ce phénomène. En effet, les populations de Goélands à bec cerclé de l'Amérique du Nord étaient en déclin au début du XX^e siècle à cause de l'exploitation de leurs plumes et de leurs oeufs et de la destruction de leurs sites de nidification (Ryder, 1993). La protection que la Convention concernant les oiseaux migrateurs leur a accordée à partir de 1916 a freiné ce déclin. Après l'établissement des premiers couples nicheurs de Goélands à bec cerclé dans la région montréalaise en 1953, la population nichant sur des îles du fleuve Saint-Laurent s'est accrue de manière exponentielle dans les années 1970 et 1980 (Mousseau, 1984) (Fig. 1). La population de Goéland à bec cerclé de la région montréalaise qui se répartit en plusieurs colonies est maintenant jugée stable (Pierre Brousseau, comm. pers.). La plus grande colonie, celle de l'île Deslauriers à l'est de Montréal, accueillait 49 000 couples nicheurs en 2009 (Pierre Brousseau, comm. pers.).

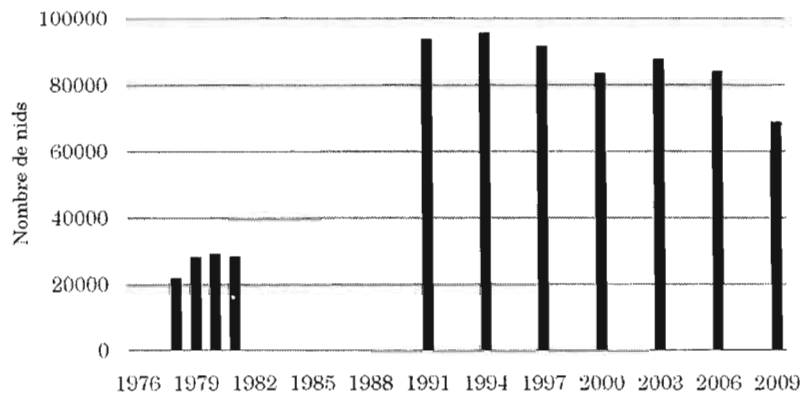


Figure 1. Nombre de nids de Goéland à bec cerclé dans la région de Montréal, 1978-2009. (Pierre Brousseau, SCF, données non publiées).

NUISANCES ATTRIBUÉES AUX LARIDÉS

La forte densité de goélands en milieu péri-urbain entraîne sa part de problèmes en zone urbaine. Dans un contexte de quête alimentaire depuis un point central, les goélands survolent fréquemment les installations humaines lors de leurs nombreux allers-retours entre la colonie et leurs sites d'alimentation. Les sources de conflits entre les goélands et les humains sont multiples. La première préoccupation des citoyens a trait à la propagation d'organismes pathogènes par les goélands (Moreau, 2012). En effet, les goélands sont porteurs de plusieurs types de bactéries qui peuvent être propagées par leurs fientes (Lévesque *et al.*, 2000). Bien que les risques de transmission de pathogènes du goéland à l'homme sont minimes, il n'est pas totalement exclu qu'une contamination se produise sur les sites de baignade (Soller *et al.*, 2010; Schoen et Ashbolt, 2010). Une autre préoccupation des citoyens sont les dommages causés aux infrastructures humaines par les fientes. Quoiqu'il soit difficile d'évaluer l'impact des fientes que les oiseaux laissent tomber en vol sur les habitations et les infrastructures des zones résidentielles, les dommages causés par les goélands nichant sur les toitures ont toutefois pu être quantifiés. En plus d'engendrer des désagréments aux employés d'entretien, les goélands produisent des fientes qui corrodent les revêtements et obstruent les drains. Vermeer *et al.* (1988) ont évalué que la présence de goélands nicheurs sur un bâtiment peut réduire de moitié la durée de vie de la toiture. Les goélands représentent aussi un risque de

collision important pour l'aviation civile (Dolbeer *et al.*, 2000). De fait, Cleary *et al.* (1997) ont estimé que les goélands étaient responsables de 16% des collisions avec des aéronefs aux États-Unis alors que Belant (1997) a estimé les coûts annuels engendrés par ces collisions à 40 M\$. Toutefois, la plupart de ces problématiques environnementales et de santé publique demeurent peu documentées, et donc hypothétiques. Les municipalités et les agences responsables reçoivent des plaintes, mais se voient impuissantes devant le manque d'information sur le comportement et la dynamique des populations de goélands. Par conséquent, elles ne peuvent pas agir efficacement dans la gestion des populations de goélands, dont celles du Goéland à bec cerclé qui sont souvent jugées surabondantes et nuisibles.

Le comportement alimentaire des goélands ayant une influence importante sur leur succès reproducteur (Annett et Pierotti, 1999), il s'ensuit que sa caractérisation serait primordiale pour mieux comprendre la dynamique des populations de Goélands à bec cerclé et gérer ces dernières, le cas échéant. De plus, les trajets que les goélands effectuent entre la colonie et les sites d'alimentation pour acquérir leur nourriture et celle de leurs jeunes ne sont pas connus. Une meilleure connaissance du comportement d'alimentation des goélands permettrait de mieux comprendre les facteurs déterminant la présence des goélands dans différents milieux et leur diète.

Les Goélands à bec cerclé sont considérés des généralistes au niveau de leur alimentation (Ryder, 1993). Dans la région montréalaise, ils sont souvent observés cherchant de la nourriture tant dans les LET que dans les autres milieux urbains, les terres agricoles et en milieux naturels. Il faut toutefois noter que les LET sont maintenant sujets à des mesures de gestion qui visent à diminuer la disponibilité de nourriture aux animaux (zone active d'enfouissement des déchets réduite, recouvrement rapide des déchets et programmes d'effarouchement). Jusqu'à maintenant, le régime alimentaire de cette espèce n'a été étudié que pour les juvéniles nourris par les parents (Lagrenade et Mousseau, 1981; Brousseau *et al.*, 1996). L'alimentation des adultes est méconnue dans l'aire d'étude, bien que le régime alimentaire des jeunes au nid semble être similaire à celui des adultes qui les nourrissent (Brown et Ewins, 1995). On ne connaît pas plus l'importance relative des sites d'alimentation

dans le bilan énergétique des goélands. Si les sources anthropiques de nourriture représentent une fraction importante de l'alimentation des goélands en termes de gain d'énergie net, des mesures prises pour diminuer l'accessibilité à ces sources de nourriture pourraient permettre le contrôle des populations.

Si l'avènement des suivis par système de positionnement *GPS* et le développement de nouveaux outils d'analyse ont engendré la multiplication d'études portant sur le déplacement des animaux (Holyoak *et al.*, 2008), l'imprécision des localisations obtenues, leur faible fréquence et un nombre non négligeable de localisations manquantes ont souvent limité la portée de ces études (Frair *et al.*, 2010). L'utilisation d'appareils fiables, précis (\pm quelques mètres) et à haute fréquence d'acquisition de localisations (intervalles en secondes ou minutes) rend maintenant possible l'étude de la sélection d'habitats d'alimentation par une espèce d'oiseau de taille moyenne comme le Goéland à bec cerclé (ca. 500 g) et qui s'approvisionne sur une échelle spatiale de quelques dizaines de kilomètres (Belant *et al.*, 1998).

Mon objectif principal était de documenter le processus d'utilisation d'habitat dans la perspective d'un compromis énergétique dans les déplacements de quête alimentaire du Goéland à bec cerclé, durant la période cruciale de la nidification. Pour ce faire, j'ai combiné une fonction de sélection de ressources et une analyse de temps de résidence basées sur un suivi télémétrique détaillé à des données d'inventaires, de régime alimentaire et d'analyses calorimétriques.

CHAPITRE I - FORAGING MOVEMENTS OF BREEDING RING-BILLED GULLS IN A HETEROGENEOUS LANDSCAPE: WHICH HABITAT IS THE BEST?

SUMMARY

1. Foraging birds face several constraints that stem from their own and their offspring state as well as from the heterogeneous distribution of food resources and predation risk that both vary in space and time. These constraints likely shape trade-offs involving time, energy, nutrition, and predation risk, leading to a sequence of spatial locations visited by foraging birds. However, few studies have addressed the determinants of foraging movements at the landscape level.
2. Here, we document the processes leading to habitat use by foraging Ring-billed Gulls (*Larus delawarensis*) nesting in a large colony in suburban area using fine-scale movement data collected by GPS ($n = 109$ birds) as well as *in situ* gull surveys and gut content analyses.
3. Resource selection functions and residence time analyses showed that, during incubation, gulls primarily selected intensively cultured lands, which are closer to the colony but provided an intermediate mean energy intake based on calorimetric analyses. According to ground surveys, gull abundance in agricultural lands was greater on bare soil and increased during periods of soil preparation and seed sowing.
4. According to the models, gulls strongly selected landfills and transshipment centres throughout the breeding season as these sites provided the highest mean energy intake. Nevertheless, only few individuals highly selected these localised and limited sites. Distance to the colony and the deterrence programs conducted at some landfills probably increased foraging costs.
5. Our approach based on a combination of methods and derived from an energetic trade-off perspective offers a framework to understand animal foraging movements. Combined with data on individual breeding performance, this could provide relevant information on the mid-term benefits of habitat choice.

1.1 INTRODUCTION

During the breeding season, most animals must find food as well as attend and rear their offspring while avoiding predation. Animals must thus face time and energy constraints leading to trade-offs in their activity budget. Optimal foraging theory specifically dwells on these trade-offs for resource acquisition (Stephens and Krebs, 1986; Giraldeau and Caraco, 2000). Traditionally, models such as the marginal-value theorem and ideal free distribution have been used to assess the trade-offs of where and when animals should feed (Fretwell and Lucas, 1969; Orians and Pearson, 1979). These models, however, are usually applied to small scale systems while assuming that animals incur low travel costs and are highly informed about their environment (Stephens and Krebs, 1986; Giraldeau and Caraco, 2000). Consequently, these models are more difficult to apply at the landscape level where information uncertainty about the environment as well as the limited motion and navigation capacity of animals cannot be neglected (Lima and Zollner, 1996; Nathan *et al.*, 2008).

Following Lima and Zollner (1996), many authors have called for new approaches to bridge the gap between behavioural and landscape ecology. The fast and recent development of wildlife telemetry and geographic information systems (GIS) has opened one such avenue (Shick *et al.*, 2008; Cagnacci *et al.*, 2010). As underlined by the conceptual framework of movement ecology proposed by Nathan *et al.* (2008), a movement path is the result of a complex interaction between factors that are internal (physiological state, motion and navigation capacity) and external to the individuals (abiotic and biotic environments). Within the optimality paradigm, a movement path would accordingly be the outcome of balancing trade-offs subject to some constraints in the acquisition of resources, especially within a landscape where resources are heterogeneously distributed. Although assessing the costs and benefits of large scale movements is difficult, new analytical methods based on accurate location data (e.g., GPS) are now available to study movement behaviour and its associated cost-benefit trade-offs (Gaillard *et al.*, 2010).

Resource selection function (RSF) is one of the classical approaches used by landscape ecologists to assess habitat use. It is based on the comparison of habitat use and availability using presence-only or presence/absence of individuals in habitat patches (Manly *et al.*, 2002). Use locations and their associated habitat characteristics are noted at different time intervals, while available habitats are often simply defined as the habitats mapped within the estimated home range (Johnson, 1980; Manly *et al.*, 2002). This definition of availability is based on the assumption that all habitats within the home range are equally accessible, ignoring that habitat availability results from both abundance and accessibility (Buskirk and Millspaugh, 2006). Furthermore, it assumes that habitats outside home range boundaries are not accessible. This is a pervasive problem with telemetry data because home ranges are determined with presence-only data (Aarts *et al.*, 2008). Another critique concerns the lack of discrimination among locations according to the intensity of use and the activity performed at the locations (Freitas *et al.*, 2008; Beyer *et al.*, 2010). RSFs would definitely be more informative if they could distinguish between actively selected locations (e.g., foraging patches) and the incidentally selected locations (e.g., interpatch movements) (Barraquand and Benhamou, 2008; Beyer *et al.*, 2010).

In the case of presence-only data, the difficulty of defining available habitats can be avoided by building RSFs from visited habitats only (Freitas *et al.*, 2008). Indeed, the comparison between locations occurring in foraging patches and during interpatch movements can reveal how habitats are selected (Freitas *et al.*, 2008). Considering the heterogeneous spatial distribution of resources, animals should increase their search effort in areas characterized by high resource density and thus adopt a movement pattern named *area-restricted search* (ARS). Individuals should accordingly reduce their speed and increase their turning rate, thereby increasing the time spent in the area (Kareiva and Odell, 1987; Benhamou, 1992). Therefore, considering the time spent within the surroundings of recorded locations (residence time) should help discriminate between locations comprised within foraging patches and those part of interpatch movements (Fauchald and Tveraa, 2003; Barraquand and Benhamou, 2008). Based on biologically relevant considerations, a time threshold can be fixed to discriminate between foraging patch and interpatch movement locations.

To minimize the risk of misinterpreting a fitted RSF, Bastille-Rousseau *et al.*, (2010) recommended that complementary analyses be used. For instance, the analysis of residence time as an index of the intensity of use could provide valuable information on both patch quality and behaviour of the animal at specific patches. According to classical optimal foraging models, the time spent in a patch should depend on patch quality and the distance among patches or between patches and a central-point (Stephens and Krebs, 1986). However, considering that consumers can use different patch departure rules (Bastille-Rousseau *et al.*, 2011), the analysis of residence time should be combined with *in situ* observations documenting individual foraging strategies (activity budget), patch quality (rates of food intake, diet, energetic quality of food consumed), environmental conditions (meteorological factors) and individual characteristics (sex, age, physiological condition, breeding phase) (Owen-Smith *et al.*, 2010). A combination of RSF, residence time analysis, and *in situ* surveys should thus provide some insight into the study of optimal foraging and habitat selection at the landscape level (Bastille-Rousseau *et al.*, 2010).

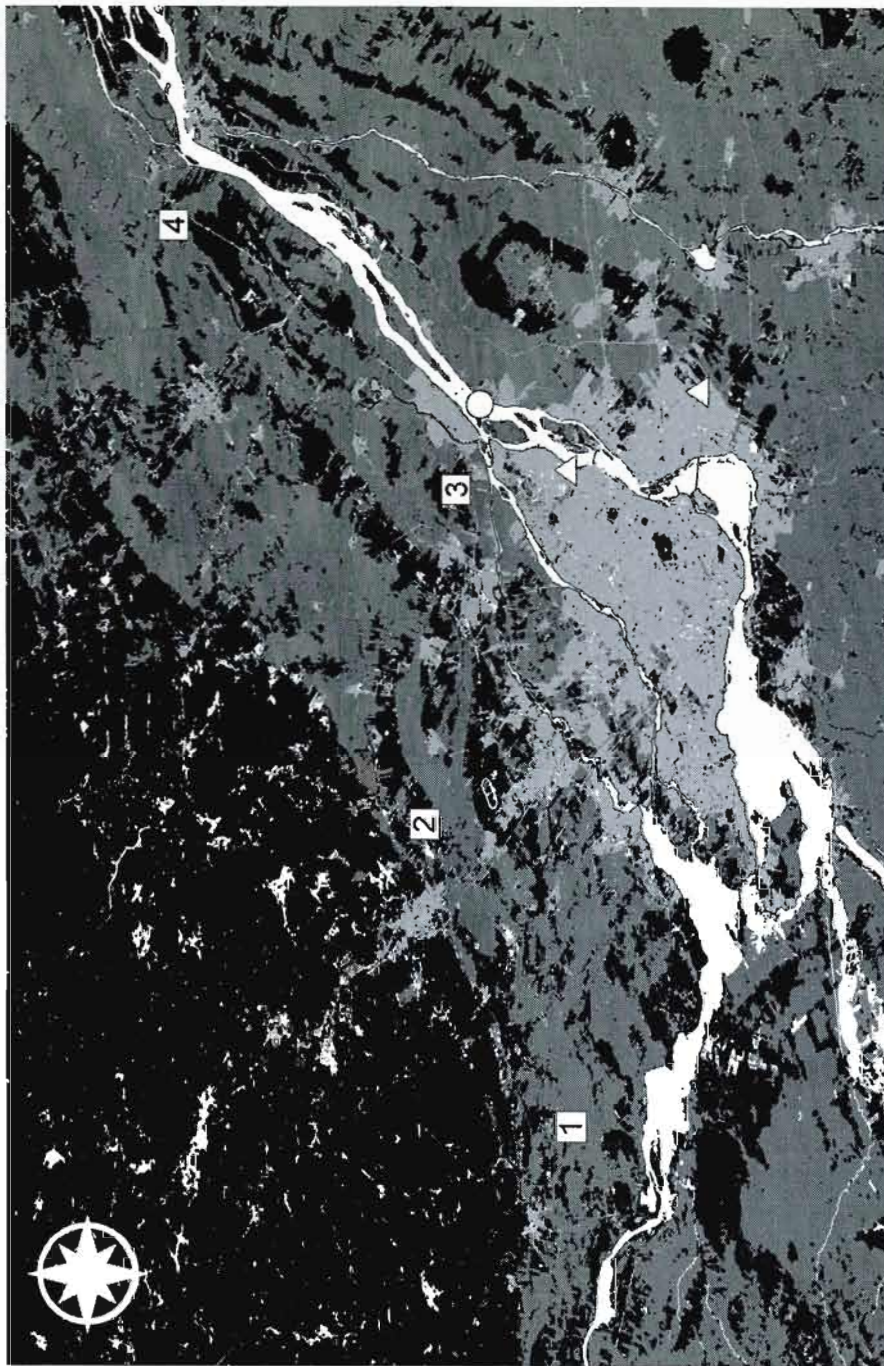
Accordingly, we used RSF and residence time analyses from GPS-tracking data, as well as *in situ* surveys, diet characterization, and calorimetric analyses to address the processes that determine the habitat use of breeding Ring-billed Gulls (*Larus delawarensis*) from an energetic trade-off perspective. As observed worldwide for numerous gull populations, the number of Ring-billed Gulls has increased dramatically in the last 30-40 years (Conover, 1983; Smith and Carlile, 1992; Duhem *et al.*, 2008). These demographic increases have been largely associated to a greater availability of anthropic food sources such as landfills, garbage mismanagement, food handouts, intensively managed agricultural lands, etc. (Pons, 1992; Belant *et al.*, 1997). The strong numerical response of Ring-billed Gulls in face of this anthropic food is not surprising given that these colonial central-place foragers already fed opportunistically upon a wide diversity of prey items found in different habitats (Ryder, 1993; Brousseau *et al.*, 1996). These characteristics along with its high abundance and large body size make the Ring-billed Gull an interesting model to document the process leading to habitat use by foraging birds in a heterogeneous landscape, particularly during the crucial breeding period.

1.2 METHODS

1.2.1 STUDY AREA

We tracked the movements of Ring-billed Gulls across the Montreal metropolitan community (CMM), Quebec, Canada, in 2009-2010. This area covers 4360 km² and was then home to ca. 3.7 million people distributed among 82 municipalities. Land use included farmlands (51%), urban areas (37%), and waterways (12%). About 70,000 pairs of Ring-billed Gulls nested in 4 colonies within the CMM. We limited our observations to birds breeding in the largest colony (48,000 pairs), which is located on Deslauriers Island (45.717°N, 73.433°W; Canadian Wildlife Service, unpublished data). The island spans 11.4 ha and is located 3 km downstream from the island of Montreal in the St. Lawrence River.

The CMM consists of a mosaic of high and low density urban areas, agricultural lands of intensive (soybean, maize, and small cereals) and extensive cultures (hayfields and pastures), as well as riparian habitats along the St. Lawrence River and its tributaries (Fig. 2). Four landfills and two open transshipment centres were located in the vicinity of the colony. During our study, the Saint-Thomas and Lachute landfills located at 41 and 63 km from the colony, respectively, had no deterrence program. The Ste-Sophie landfill (37 km) initiated a deterrence program in 2009 which combined pyrotechnics and rifle shooting; the program was limited to weekdays from 07:00 to 15:00, providing some windows of feeding opportunities. The Lachenaie landfill (8 km) had a deterrence program since 1995 that include falconry, distress calls, and pyrotechnics; this program was in operation every day from sunrise to sunset, preventing all but few gulls to access and use the landfill (Thiériot, 2012). The two transshipment sites located at 12 and 27 km from the Deslauriers Island colony, respectively, ran no deterrence program.



0 10 20 Kilometers

Figure 1. Study area. Land cover types include water (white), urban areas (light gray), agricultural lands (dark gray) and forest (black). Open squares indicate landfills locations (1- Lachute, 2- Ste-Sophie, 3- Lachenaie, 4- Saint-Thomas), open triangles indicate transshipment centres locations, and open circles indicate Deslauriers Island.

1.2.2 TELEMETRY

Breeding Ring-billed Gulls ($n = 109$) were fitted with 10-15-g GiPSy-2 data loggers (Technosmart, Italy) between mid-April and late June 2009-2010. Data loggers represented (mean \pm SD) $2.8 \pm 0.5\%$ of the birds' body mass (485 ± 49 g). While gulls were captured and recaptured with nest traps during incubation (Verreault *et al.*, 2004), gulls with chicks were captured with a dip net near their nest and recaptured by rifle shooting in accordance to a Canadian Wildlife Service scientific permit (carcasses were kept for further analyses, see *Diet* section). Data loggers were attached on the two median rectrices with white TESA tape (no. 4651) and programmed to acquire locations at 4-min intervals for 1 to 3 days. Breeding stage was noted at capture distinguishing between the incubation period for a bird with a nest containing eggs, and the rearing period for those with at least one hatched egg. Methods were approved by the Institutional Animal Protection Committee of the Université du Québec à Montréal (No.646).

1.2.3 GULL SURVEYS

We conducted surveys in the main feeding habitats of Ring-billed Gulls to determine the proportion of time gulls spent foraging in each habitat type. Surveys were carried out weekly during the breeding period, alternating between three 5-h periods (5:00-10:00, 10:00-15:00, and 15:00-20:00) that covered the entire daylight. In agricultural habitats, we surveyed a 50-km roadside transect bordering each shore of the St. Lawrence River in 2009 ($n = 13$ surveys) and 2010 ($n = 21$ surveys). We tallied the number of birds composing each flock and performed an instantaneous scan sampling to determine the proportion of birds foraging (head down below the horizontal or probing into the soil). We considered this value as the proportion of time spent foraging (Altmann, 1974). A flock was defined as a group of gulls using the same field type and not separated by more than 200 m from each other. Birds using different field types but closer than 200 m from each other were considered as being part of different flocks and were considered independent samples. The total number of tractors and their activity (ploughing/harrowing or sowing) were also noted over the entire transect during each survey, regardless the presence of gulls in the field.

Observations in other habitats were conducted weekly in 2010 along three fixed point transects crossing urban ($n = 25$ points), suburban ($n = 53$ points), and riparian ($n = 10$ points) areas on the Montreal Island ($n = 16$ surveys) and along the North ($n = 18$ surveys) and the South shores ($n = 22$ surveys) of the St. Lawrence River. At each point, gulls using different habitat types (lawn; shore; grounds with concrete, asphalt or gravel; building roofs; and post lights) were counted and scanned to determine the proportion of birds foraging (erratic flight in emergent insect clouds above waterbodies, feeding on garbage, head down below the horizontal or probing into the soil or water).

Finally, we estimated the proportion of time gulls spent foraging in landfills by conducting 5-h observation periods once a week in 2009 ($n = 7$) and 5 days a week in 2010 ($n = 59$) at the Ste-Sophie landfill, again alternating among the 3 daily periods. Total bird counts and instantaneous scan sampling were conducted every half hour from a high point allowing observation of the entire site. The mean daily abundance of gulls was computed for each day as well as the proportion of birds that were actually foraging (flying less than 5-m above the active tipping area, head down below the horizontal or probing into refuse).

1.2.4 DIET AND CALORIMETRIC ANALYSES

We collected boli from chicks of both sexes during weekly visits to the Deslauriers colony during the rearing period of 2009 and 2010. We selected chicks haphazardly and slightly pressed their proventriculus to make them regurgitate recently swallowed food. Spontaneous regurgitations of adults and juveniles captured during banding operations were also collected. Samples were stored in a cooler until they could be put in a freezer at the end of the day.

We also kept frozen the carcasses of adults fitted with data loggers and recaptured by shooting until their stomach content was analysed, separating material from the oesophagus and proventriculus. Similarly, we analysed stomach contents of birds collected by rifle shooting in agricultural lands ($n = 69$), riparian areas ($n = 54$), and at the Ste-Sophie landfill ($n = 85$) in accordance with Canadian Wildlife Service scientific permits. For security reasons, gulls could not be collected in urban areas.

Each food item of a bolus or stomach was separated, identified, dried to constant weight (± 0.01 g), and weighted. Food items were grouped into broad categories (e.g., arthropods, annelids, vertebrates, refuse, vegetation, other). Although we measured both the volume and dry mass of food items, we only present results for dry mass as both measures gave consistent results and since dry mass was needed for calorimetric analyses. We performed duplicate or triplicate calorimetric analyses using a bomb calorimeter (Parr, model 1108P) for each broad category of food items. Samples of each food category were pooled and ground before analysis.

1.3 DATA ANALYSIS

1.3.1 TELEMETRY

We first created a 300-m buffer zone around the Deslauriers Island to account for the lowering water levels during the summer which increase the island area and to discriminate between short movements to the shore or nearby shallow water where gulls rest or preen their feathers from foraging trips. Our analyses were limited to locations outside this zone. The mean number of foraging trips per day, the mean direct distance between the colony and the furthest location reached during a foraging trip (whether a stopover or not), the mean foraging trip traveled distance and the sinuosity (traveled distance divided by direct distance) were compared between breeding periods (i.e., incubation and rearing), using linear mixed models with gull ID treated as random factor. We then calculated the time spent by each gull at different locations on the landscape by estimating residence time without rediscritization (Barraquand and Benhamou 2008). Residence time was defined as the time spent in a circle of radius r centred at a given location along the foraging trip. The circle, with its specific habitat composition and features, could then be viewed as a potential foraging patch. Because residence time is scale-dependent, the choice of the spatial scale, and thus the circle radius, is crucial (Lima and Zollner, 1996). Currently, there is no objective method to choose the appropriate scales given a specific analysis or data set. Decisions must therefore be taken following data exploration and based on biological considerations (visual perception, resource density, etc.). Hence, for each path, we computed the coefficient of variation (CV)

of residence times measured for radii ranging from 200 to 2000 m using 100-m increments. We ignored radii smaller than 200 m because we wanted to explore the relationship between habitat features and foraging movements at the landscape level. We then averaged the CVs measured with a given radius across paths and plotted the mean CVs of residence time against the circle radius. We considered that the highest CV should occur at the spatial scale that best contrasts “foraging patches” from areas characterized by transit movements. We finally retained locations distanced by at least 2 radii for the habitat use analysis to limit spatial autocorrelation (Fauchald and Tveera, 2003).

We created a land cover map of the study area in ArcGIS 9.3.1 (ESRI 2009) using both agricultural and topographic data (Base de données des cultures assurées, La Financière agricole du Québec, 2009-2010, planimetric precision: < 4 m; CanVec, Natural Resources Canada, 2010, planimetric precision: < 25 m; Land Cover, Circa 2000 – Vector, Natural Resources Canada, 2009, planimetric precision: < 30 m). We then calculated the landscape composition of each circle in which residence time was estimated. Landscape composition was defined as the proportion of different broad categories of habitats including lawns, woodlots, urban areas, water, intensive cultures, extensive cultures, and unidentified culture. Because of their relatively small size, landfills and transshipment centres were noted as presence/absence in each circle. We also measured the distance between each location where a residence time was computed and the nest of the tracked gull. Finally, we calculated the mean daily rainfall for the CMM, using data from 10 meteorological stations located on both shores of the St. Lawrence River (Environment Canada, 2010).

1.3.2 RESOURCE SELECTION FUNCTION

We estimated a RSF to investigate the factors that lead a gull to forage in a patch instead of passing through it. We first determined the different habitats available to the birds breeding on Deslauriers Island by estimating the proportion of habitats (based on the categories described above) found within the 100% minimum convex polygon drawn using the foraging trip locations of all birds. Considering that a foraging individual must reduce its flying speed and increase its turning rate, we then used residence time to discriminate foraging patches

from movement patches. We assumed that if a gull spent more than 100 s in a 200-m radius circle, it was foraging. If it spent less than 100 s, we assumed that the bird was moving either between the colony and a foraging patch or between two foraging patches. The vast majority of gulls observed during surveys spent more than 100 s when foraging within a 200-m radius circle. Based on flight speed of Black-headed Gulls (*Chroicocephalus ridibundus*) and Lesser Black-backed Gulls (*Larus fuscus*) that are respectively slightly smaller and larger than Ring-billed Gulls (14.7 - 15.5 m s⁻¹, respectively; Shamoun-Baranes and van Loon, 2006), at least 26 s is required to cross a circle of 200-m radius. The remaining 74 s appears insufficient for a gull to forage in such a circular patch.

We used mixed-effects logistic regressions to quantify the influence of landscape composition on the probability that a gull foraged in a patch. Gull ID and foraging path ID (nested within gull ID) were treated as random factors. The addition of these terms dealt with the hierarchical structure of the data and allowed the estimation of the variability observed across individuals and movement paths. Eight different models were built and compared based on the second-order Akaike information criterion (AIC_c, Burnham and Anderson, 2002). We included the relative cover of each habitat category (lawns, woodlots, urban areas, water, intensive cultures, extensive cultures, and unidentified cultures) and the occurrence of landfills or transshipment centres in all eight models. We considered the interaction of rainfall with lawns as well as with each type of agricultural cover because these habitats show high abundances of annelids under wet conditions (Sibly and McCleery, 1983). We also included the distance between the location of a gull while foraging and its nest as a proxy for foraging costs and accessibility (Matthiopoulos, 2003). We considered distance both as a simple effect and in interactions with the relative amount of each habitat type (except woodlots) as well as with the occurrence of landfills or transshipment centres because we do not know which fitness currency the gulls may be maximizing and since the profitability of the different habitats may not scale linearly with distance. Although woodlots are accessible to gulls, these birds avoid being under canopy and should thus avoid forest habitats whatever the distance from the colony. Finally, we included the breeding stage (incubation or rearing) in interaction with each habitat variable to investigate the difference in habitat use during these two periods. This allowed us to take into consideration the gulls' breeding phenology and their

associated requirements as well as habitat phenology, particularly for agricultural cover types where farming practices and field conditions vary strongly during a season. We fitted the mixed-effects logistic regressions using the Laplace approximation within the package *lme4* version 0.999375-39 of the R software version 2.12.2 (Bates *et al.*, 2011; R Development Core Team, 2011). AIC_c was computed based on maximum log-likelihoods. Multimodel inference was performed following Burnham and Anderson (2002). We report model-averaged coefficients as well as their unconditional standard errors and 95% confidence intervals.

1.3.3 RESIDENCE TIME ANALYSIS

Following Freitas *et al.* (2008), we used mixed-effects Cox proportional hazards models (CPH model, Cox 1972) to investigate the relationship between residence time and the spatial, environmental, and individual explanatory variables. As for the RSF, we treated gull ID and foraging path ID (nested within gull ID) as random factors to take into account the hierarchical structure of the data (Pankratz *et al.*, 2005; Freitas *et al.*, 2008).

We used and compared by AIC_c the same eight models developed for the RSF analyses described above to investigate the determinants of residence time. All variables of the candidate models satisfied the CPH model assumption of proportionality, which was verified by visual investigation of the scale based on Schoenfeld residuals and testing whether their slope was equal to zero. This was done using fixed-effects CPH models because this procedure is not yet implemented for mixed-effects models. We computed AIC_c using penalized log likelihood and penalized degrees of freedom (Pankratz *et al.*, 2005; Freitas *et al.*, 2008.). The CPH models and their assumption verification were computed using the *Survival* and *Coxme* packages in the R software (Therneau, 2011a; Therneau, 2011b). Multimodel inference was performed following Burnham and Anderson (2002). We report model-averaged coefficients as well as their unconditional standard errors and 95% confidence intervals.

1.3.4 SURVEYS

We quantified variation in the proportion of time spent feeding among habitats using a generalized linear model with logit link function and binomial error distribution. The proportion of gulls (in a flock) observed foraging was considered the response variable while the habitat categories (lawns, urban areas, riparian areas, and agricultural lands) were the explanatory variables weighted by the total number of gulls. We also explored whether the abundance of gulls in agricultural lands was related to the total number of tractors encountered along transects in that same habitat, which was considered an index of agricultural field work. A generalized linear model with log link function and Poisson error distribution was fitted with the abundance of gulls along each transect as response variable and three explanatory variables: the number of tractors, the transect location (South shore or North shore) and the interaction between the two.

1.3.5 DIET & CALORIMETRY

We first computed the proportion of boli containing each broad category of food items for both chicks and adults. We then calculated the mean relative amount of each broad category of food items when present based on dry mass. The energy value of boli in kilojoules was calculated for each gull collected at the Ste-Sophie landfill, in agricultural lands, and at riparian sites by combining the dry mass of the items found in the stomach and its energy value measured with the calorimetric bomb. We finally compared the mean energy value of boli (kJ) across habitat categories using an Anova.

1.4 RESULTS

We recaptured 109 Ring-billed Gulls of both sexes with GPS data loggers that provided reliable data. After removing locations within the 300-m buffer zone around the colony, there were only 28 missing locations on a potential of 15,620. The remaining 15,592 locations had a low dilution of precision metric ($DOP \leq 6$) (Frair *et al.*, 2010). A total of 67 gulls were

followed during the incubation period (173 foraging trips) and 42 during the rearing period (229 foraging trips).

1.4.1 CHARACTERISTICS OF FORAGING TRIPS

The mean number of foraging trips per day was greater during the rearing period (3.1 ± 1.0 trips·day⁻¹) than during incubation (1.9 ± 0.8 trips·day⁻¹; $t = -7.01$, $df = 107$, $p < 0.01$). Furthermore, the mean direct distance between the colony and the furthest location reached during a foraging trip (whether a stopover or not) was also greater during the rearing period (16.6 ± 12.4 km, maximum 63.5 km) than during incubation (12.5 ± 9.9 km, maximum 42.4 km; $t = -2.22$, $df = 107$, $p > 0.01$). The mean foraging trip traveled distance was lower during incubation (30.2 ± 23.8 km, maximum 104.7 km) than during the rearing period (38.6 ± 29.0 km, maximum 155.9 km; $t = -2.55$, $df = 107$, $p = 0.01$), but no difference was found between the sinuosity index (traveled distance divided by direct distance) calculated during incubation (2.4 ± 0.40 , maximum 5.0) and rearing periods (2.3 ± 0.4 , maximum 5.8; $t = 1.38$, $df = 107$, $p = 0.17$).

1.4.2 SELECTION OF A SPATIAL SCALE

We observed a plateau of the mean CVs of residence time across paths for radii varying between 200 and 400 m rather than a clear peak (Fig. 3). We thus chose to use the 200-m radius for our analyses to get a stronger contrast between the habitat composition of foraging and movement patches. Nevertheless, we also conducted the analyses using a 400-m radius (the largest radius showing a high coefficient of variation of residence time) and reached the same conclusions as with the 200-m radius.

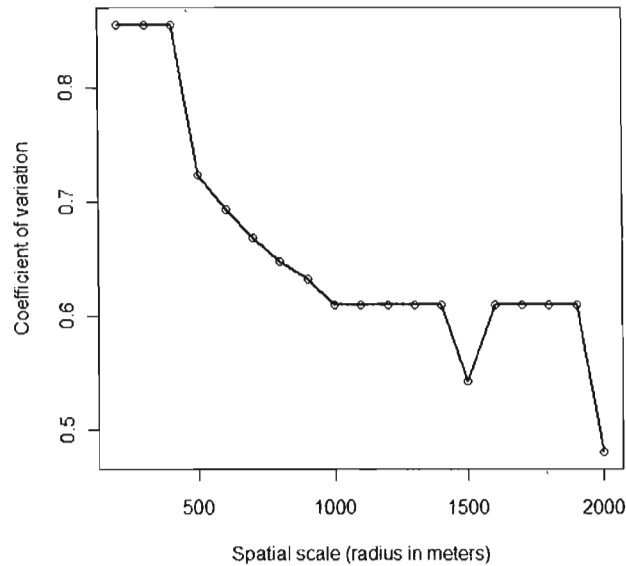


Figure 2. Mean coefficient of variation (CV) of residence times of breeding Ring-billed Gulls within circular patches of different radii and centred on locations obtained by GPS data loggers ($n = 109$).

1.4.3 RESOURCE SELECTION FUNCTION

The composition of foraging and movement patches was highly variable (Table 1). Nevertheless, woodlots, intensive and extensive cultures represented a smaller percentage of both movement and foraging patches when compared to the whole foraging range. An opposite trend was found for urban areas, water bodies, landfills and transshipment centres. While woodlots and urban areas covered a smaller proportion of foraging patches than movement patches, intensive cultures were relatively more important in foraging patches. Landfills and transshipment centres had also a

Table 1. Cover percentage of eight habitat types available in the foraging range of 109 Ring-billed Gulls nesting on Deslauriers island and mean cover percentage (\pm SD) in movement (residence time < 100 s) and foraging (residence time ≥ 100 s) patches, 2009-2010.

Habitat type	Cover %		
	Home range (5565 km ²)	Movement patches (n=2599)	Foraging patches (n= 4490)
Lawns (parks, golf courses, etc.)	1.2	1.8 \pm 8.3	2.1 \pm 9.4
Woodlots	20.6	13.7 \pm 28.8	4.8 \pm 16.0
Urban areas	16.8	27.8 \pm 38.5	23.1 \pm 36.6
Waterbodies	5.3	18.7 \pm 34.8	22.4 \pm 37.9
Intensive cultures	39.5	24.3 \pm 34.1	31.4 \pm 38.7
Extensive cultures	11.7	8.4 \pm 16.2	8.0 \pm 15.6
Unidentified cultures	4.1	3.4 \pm 12.3	4.2 \pm 14.3
Landfills/Transshipment centres	0.1	1.3 \pm 11.3 ^a	4.2 \pm 20.0 ^a

^a Percent of occurrence

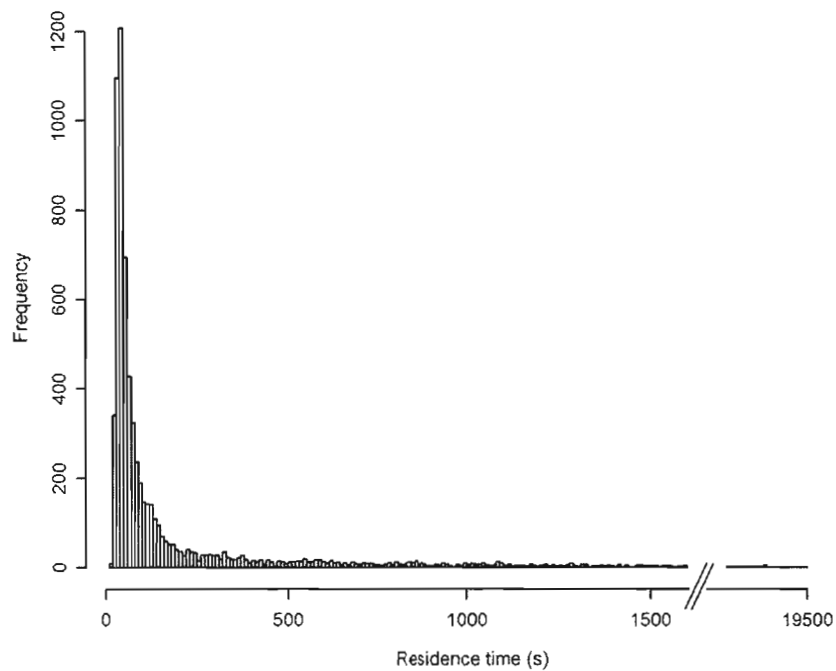


Figure 3. Frequency distribution of residence times of breeding Ring-billed Gulls within 200-m radius circular patches centred on locations obtained by GPS data loggers ($n = 109$).

higher percentage of occurrence in foraging patches compared to movement ones. The distribution of residence time was strongly skewed to the right, peaking below 100 s and reaching values up to 19,377 s (Fig. 4).

The best model ($w_i = 0.813$) included habitat variables as well as variables characterizing the distance separating the patch from the colony and the breeding stage (Table 2). The model with rainfall scored as the second best model ($w_i = 0.187$, Table 3). The same two models were selected for other time thresholds (60, 80, 120, and 140 s) with radii of 200 and 400 m (results not shown).

Table 2. Summary of a priori models (resource selection functions) considered to explain the probability that a nesting Ring-billed Gull will forage in a patch (H, habitat types; D, distance between each location and the colony; R, the mean daily rainfall within the foraging range; B, the breeding stage [incubation or rearing]), deviance, number of parameters (K), Δ_i , Akaike weight (ω_i) for 100-s residence time threshold.

Models	Deviance	K	Δ_i	ω_i
H	8533	11	611.33	0.000
H+D	7940	19	35.06	0.000
H+R	8527	15	613.67	0.000
H+D+R	7936	23	38.63	0.000
H+N	8466	18	558.98	0.000
H+D+N	7891	26	0.00	0.813
H+R+N	8459	22	560.26	0.000
H+D+R+N	7886	30	2.94	0.187

Ring-billed Gulls had a greater probability of foraging in a patch that was located further from the colony (Table 3). The probability also increased with the proportion of intensive cultures found in a patch during the incubation period. This period extended from mid April to mid-May when the presence of gulls in intensive agricultural lands was related to field work such as ploughing, harrowing, and sowing (Fig. 5). Accordingly, the number of gulls observed along transects in agricultural lands increased with the number of field

working tractors ($\beta \pm SE = 0.064 \pm 0.001$, $z = 53.9$, $p < 0.01$). Of 20,900 gulls counted along these transects, 52% were observed on bare soil fields, 34% on fields with low height

Table 3. Mixed-effects averaged logit resource selection functions (Table 2) quantifying the probability that a nesting Ring-billed Gull forage in a patch. Parameter estimates (β), unconditional standard errors (SE), and 95% confidence intervals (CI) are presented.

Variable	β	SE	95 % CI	
Intercept	-0.612	0.491	-1.575	0.351
Distance (km)	0.089	0.013	0.063	0.115
Woodlot	-2.963	0.448	-3.840	-2.086
Lawns	-0.212	0.834	-1.846	1.422
Urban areas	-2.550	0.521	-3.570	-1.529
Landfill	0.992	0.510	-0.007	1.992
Water	-1.130	0.516	-2.142	-0.118
Extensive cultures	-1.037	0.619	-2.251	0.177
Intensive cultures	-0.901	0.516	-1.913	0.111
Unknown cultures	-0.319	0.688	-1.666	1.029
Lawns X Distance	0.017	0.033	-0.049	0.083
Urban areas X Distance	0.067	0.016	0.036	0.098
Landfill X Distance	0.001	0.017	-0.033	0.035
Water X Distance	0.031	0.016	-0.001	0.063
Extensive cultures X Distance	-0.005	0.021	-0.045	0.035
Intensive cultures X Distance	-0.026	0.015	-0.056	0.004
Unknown cultures X Distance	-0.036	0.026	-0.087	0.015
Lawns X Incubation	-0.050	0.671	-1.365	1.266
Urban areas X Incubation	0.210	0.244	-0.267	0.688
Landfill X Incubation	0.271	0.446	-0.603	1.145
Water X Incubation	0.205	0.254	-0.294	0.703
Extensive cultures X Incubation	-0.349	0.418	-1.168	0.469
Intensive cultures X Incubation	1.429	0.237	0.965	1.893
Unknown cultures X Incubation	0.911	0.474	-0.018	1.839
Lawns X Rainfall	0.038	0.019	0.001	0.075
Extensive cultures X Rainfall	0.000	0.007	-0.013	0.013
Intensive cultures X Rainfall	-0.002	0.004	-0.009	0.005
Unknown cultures X Rainfall	-0.003	0.008	-0.019	0.012

vegetation, 8% on stubble fields and the remaining 6% on mowed fields.

Gulls had a strong tendency to forage in a patch where a landfill or transshipment centre was present (Table 3). Gulls also foraged in patch with lawns during rainy days. On the other hand, gulls avoided foraging in a patch that included a high percentage of woodlots. The probability that gulls foraged in a patch also decreased with the relative cover of urban areas, but this effect was reduced as the gulls moved further from the colony.

Multimodel inference performed with time thresholds other than 100 s lead to model-averaged coefficients highly similar to the ones presented in Table 3. Furthermore, the presence of a landfill or transshipment centre increased significantly the probability of foraging in a patch when a threshold of 60, 120 or 140 s was used to distinguish foraging patches from interpatch movements. Only for the 80-s threshold that there was no clear trend concerning the effect of landfill/transshipment centre in the RSFs.

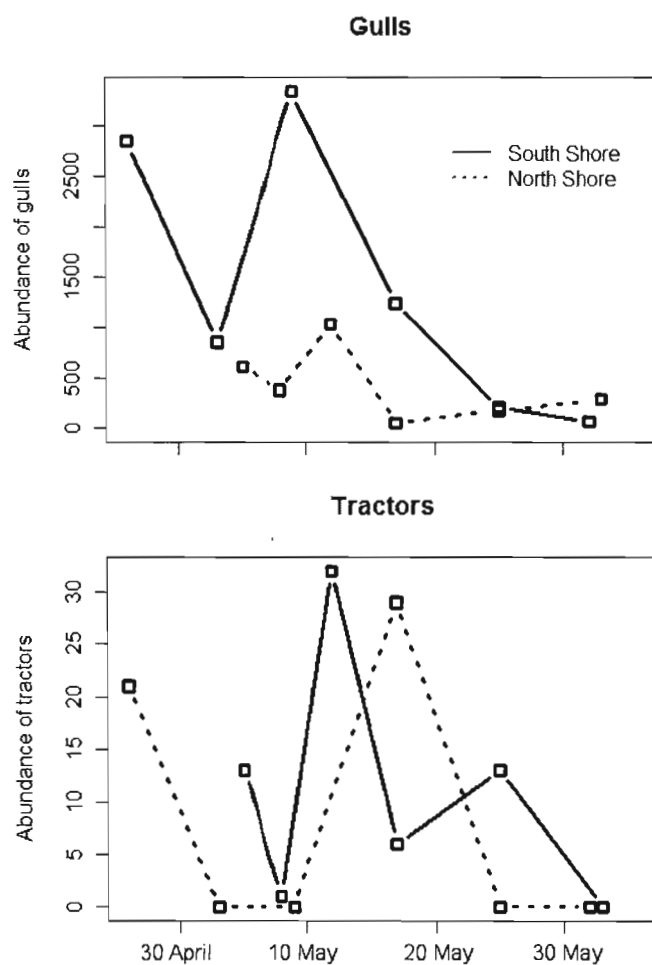


Figure 4. Use of agricultural lands by breeding Ring-billed Gulls on the North and South shores of the St. Lawrence River, 2010. The abundance of gulls (a) increases with the abundance of field working tractors (b).

1.4.4 RESIDENCE TIME ANALYSIS

The best model ($w_i = 0.908$) combined the effects of distance and breeding period to habitat types (Table 4). The second best model ($w_i = 0.092$) included rainfall as additional effect, but multimodel inference showed that this variable did not have a strong effect on habitat use

(Table 5). These two models were also selected as best models when defining patches using a 400-m radius.

Table 4. Summary of a priori models considered to explain the risk that a nesting Ring-billed Gull leave a patch (H, habitat types; D, distance between each location and the colony; R, the mean daily rainfall within the foraging range; B, the breeding stage [incubation or rearing]), deviance, degrees of freedom for penalized log-likelihood (K), Δ_i for AICc, Akaike weight (ω_i).

Models	Deviance	K	Δ_i	ω_i
H	110015	222	779.02	0.000
H+D	109046	325	33.23	0.000
H+R	110017	221	778.87	0.000
H+D+R	109045	328	39.93	0.000
H+N	109982	228	758.55	0.000
H+D+N	108997	332	0.00	0.908
H+R+N	109982	227	758.24	0.000
H+D+R+N	108993	336	4.59	0.092

Table 5. Mixed-effects averaged COX model. Parameters estimates (β), hazard ratio (e^β), 95% confidence intervals [CI(β)] are presented.

Variable	β	e^β	CI (β)	
Distance (km)	-0.038	0.962	-0.047	-0.030
Woodlots	10.817	49847.257	7.760	13.874
Lawns	4.047	57.215	-1.606	9.700
Urban areas	8.617	5524.978	5.254	11.980
Landfill	-0.463	0.630	-0.866	-0.059
Water	4.949	141.052	1.565	8.333
Extensive cultures	5.548	256.622	1.526	9.569
Intensive cultures	4.764	117.170	1.342	8.185
Unknown cultures	1.561	4.765	-3.288	6.410
Lawns X Distance	-0.116	0.890	-0.350	0.118
Urban areas X Distance	-0.196	0.822	-0.283	-0.109
Landfill X Distance	0.000	1.000	-0.014	0.015
Water X Distance	-0.057	0.944	-0.149	0.034
Extensive cultures X Distance	0.053	1.055	-0.074	0.181
Intensive cultures X Distance	0.065	1.068	-0.025	0.156
Unknown cultures X Distance	0.161	1.175	-0.016	0.338
Lawns X Incubation	-2.060	0.127	-6.946	2.826
Urban areas X Incubation	0.241	1.272	-1.310	1.791
Landfill X Incubation	-0.246	0.782	-0.598	0.105
Water X Incubation	-1.950	0.142	-3.643	-0.257
Extensive cultures X Incubation	0.897	2.452	-1.870	3.664
Intensive cultures X Incubation	-4.907	0.007	-6.455	-3.359
Unknown cultures X Incubation	-0.225	0.799	-3.626	3.176
Lawns X Rainfall	-0.005	0.995	-0.023	0.014
Extensive cultures X Rainfall	-0.005	0.995	-0.013	0.004
Intensive cultures X Rainfall	0.002	1.002	-0.002	0.006
Unknown cultures X Rainfall	0.005	1.005	-0.004	0.015

The risk of leaving a patch decreased with the distance from the colony ($-3.8\% \text{ km}^{-1}$), meaning that gulls stayed longer in the farthest patches (Table 5). It also decreased by 37% with the presence of a landfill or transshipment centre in the patch, indicating that gulls had a strong attraction to these sites. During incubation, gulls spent 1.3% more time in a patch for each 10% cover increase of intensive cultures. On the other hand, gulls spent less time in patches as the amount of urban areas increased, but this effect decreased with the distance from the colony. Finally, the risk of leaving a patch also increased with the amount of woodlots, water and extensive cultures. Multimodel inference lead to the same quantitative conclusions when patches were defined using a 400-m radius (results not shown).

1.4.5 FORAGING BEHAVIOUR, DIET AND FOOD QUALITY

The mean proportion of time that Ring-billed Gulls spent foraging varied across habitats (deviance = 4.4×10^6 ; $df = 1351$, $p < 0.01$; Fig. 6). It was higher in agricultural lands than in landfills/transshipment centres ($z = -1079$, $p < 0.01$), riparian habitats ($z = -1291$, $p < 0.01$), and urban areas ($z = -405$, $p < 0.01$) and lower in agricultural lands than on lawns ($z = 348$, $p < 0.01$).

The four main items (refuse, annelids, arthropods, and vegetation) were found in 40-60% of the boli collected from chicks reared on Deslauriers Island (Fig. 7a). The same items were found in the stomach of GPS-tracked breeding adults, but in lower proportions (25-30%). It was compensated by a high frequency of vertebrates and miscellaneous items. Yet, vertebrates occurred in less than 10% of the boli in both chicks and adults. When refuse items were present, they contributed to a large proportion of the boli or stomach contents based on dry mass, unlike vegetation and miscellaneous items which usually represented a small proportion (Fig. 7b).

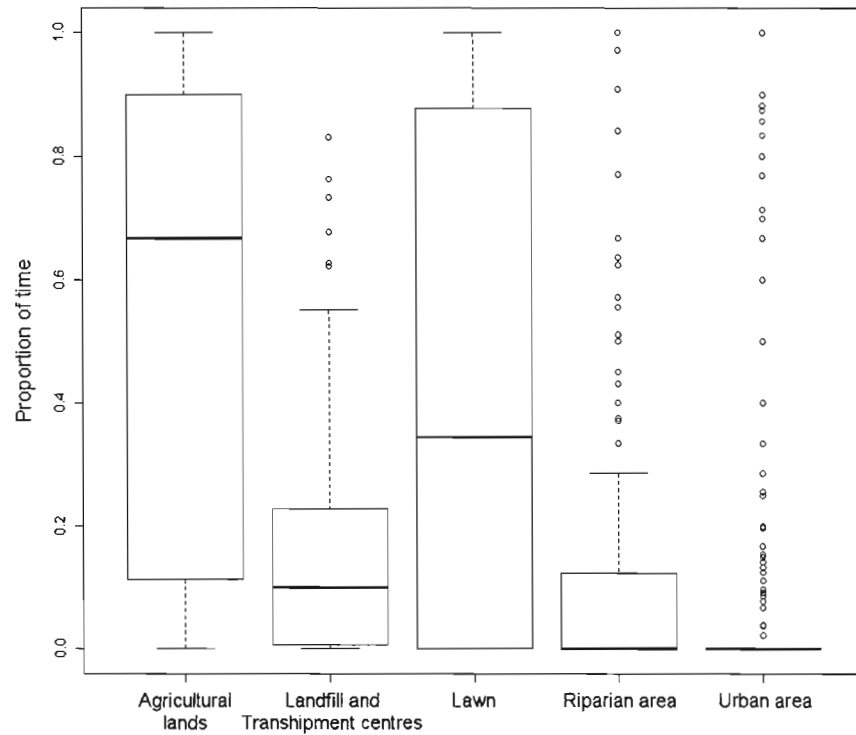


Figure 5. The proportion of time spent foraging by Ring-Billed Gulls in agriculture lands ($n = 280$), landfills and transshipment centres ($n = 97$), lawns ($n = 301$), riparian area ($n = 208$) and urban area ($n = 498$), near the Deslauriers Island colony during the breeding period, 2009-2010. The bottom and the top of the boxes extend to the lower and the upper quartile of the data, and the dark line is the median. The whiskers extend to 1.5 times the interquartile range.

The importance of annelids and arthropods was much more variable when present. Vertebrates were also quite variable in chick boli, whereas they clearly contributed to a very large proportion of the stomach content of adults when they occurred.

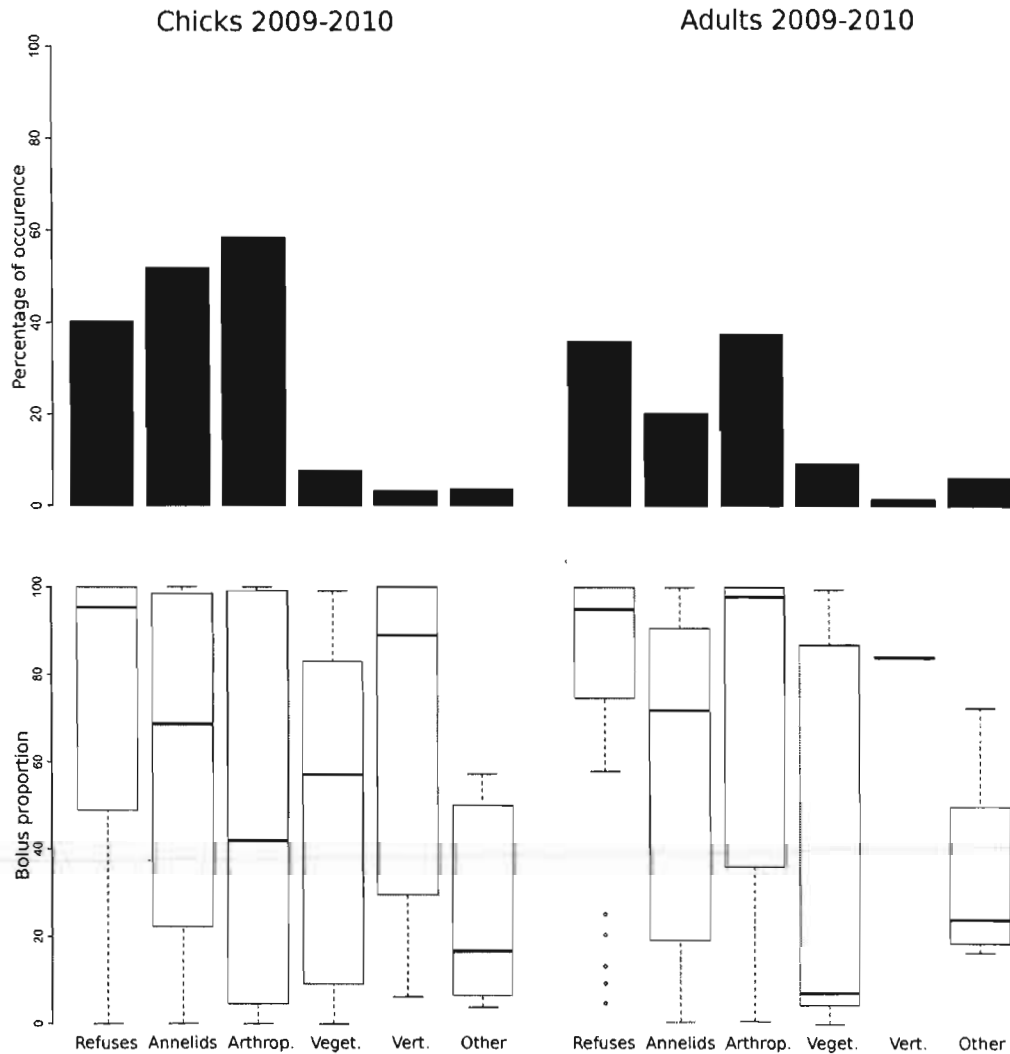


Figure 6. Diet of Ring-billed Gull chicks and breeding adults at the Deslauriers Island colony, 2009-2010, expressed as the proportion of boli containing items pertaining to a given food item category (a) and the proportion of each broad category of food items in the boli where they were present based on dry mass (b). The bottom and the top of the box are the lower and the upper quarter, and the dark line is the median. See fig. 6 for boxplots description.

The mean energy value of stomach contents differed significantly among the three habitats where samples could be obtained ($F_{2,144} = 3.20$, $p = 0.04$; Table 6). It was significantly higher in landfills/transshipment centres ($t = 2.29$, $df = 144$, $p = 0.02$), than in agricultural lands and riparian areas, where stomach contents had a similar mean energy

value ($t = 0.019$, $df = 144$, $p = 0.98$; Fig. 8). Stomach contents from landfills/transshipment centres were largely composed of fat meat found in refuse. In agricultural lands, stomach contents were composed more or less equally of annelids and vegetation (soybeans and corn). Stomach contents from riparian areas contained edible refuse, wild fishes, and arthropods.

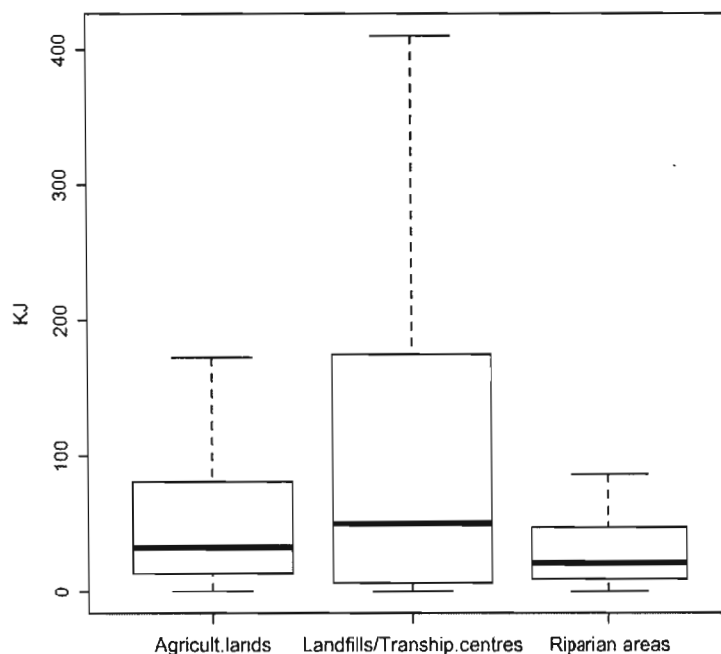


Figure 7. Mean energy values in kilojoules of the food found in bolus of Ring-billed Gulls collected in agricultural lands ($n = 47$), landfills and transshipment centres ($n = 80$), and riparian areas ($n = 20$), near the Deslauriers Island colony during the breeding period, 2007 and 2009. See fig. 6 for boxplots description (data not included between the whiskers is not shown).

Table 6. Mean dry mass (in g \pm SD) and mean energetic value (kJ) of nine food items categories gathered by Ring-billed Gulls in three habitat types.

	Meat	Grain Products	Potatoes/French fries	Varied refuse	Annelids	Arthropods	Vegetation	Vertebrates	Varied	Sum
Landfill	1.8 \pm 4.7	1.3 \pm 2.6	0.2 \pm 0.8	0.8 \pm 2.7	0.1 \pm 0.3	0.1 \pm 0.2	0.0 \pm 0.1	0.0 \pm 0.1	0.0 \pm 0.3	9.0 \pm 14.0
Agricultural lands	-	-	-	-	1.6 \pm 2.6	0.0 \pm 0.1	1.1 \pm 3.0	-	0.0 \pm 0.3	2.8 \pm 3.6
Riparian area	0.4 \pm 1.8	0.1 \pm 0.4	-	0.3 \pm 0.8	-	-	-	0.2 \pm 0.5	0.2 \pm 1.1	1.1 \pm 2.8
Energetic value (kJ)	30.1	19.9	21.8	22.6	13.8	22.8	18.1	19.4	21.3	-

1.5 DISCUSSION

In this paper, we aimed to document the process determining habitat use patterns of Ring-billed Gulls during the breeding period from an energetic trade-off perspective. By combining RSF and residence time analyses based on GPS-tracking data and using information on the gulls' abundance, diet, and proportion of time spent foraging in different habitat types, we found that foraging Ring-billed Gulls positively selected areas managed intensively by agriculture. The use of intensive agricultural lands which surrounds the breeding colony was concentrated during the incubation phase which corresponds to the period when the fields are being managed (i.e., ploughed, harrowed, and sown) and the vegetation is low. Thus, the use of these lands seems to have been associated with the occurrence of short periods of high food availability. Gulls also selected areas where landfills and transshipment centres were present. This selection was constant throughout the breeding season as the food availability in landfills and transshipment centres does not vary significantly during a year and because gulls can obtain a highly energetic food at these sites. However, areas with a landfill or transshipment centre are only used by few individuals. Overall, our results are among the first which provide empirical evidence that birds can respond to energetic trade-offs when foraging at the landscape scale.

Ring-billed Gulls did not travel randomly across the foraging range: water bodies, urban areas, and landfills/transshipment centres appear to be proportionally more present along the gulls' paths than in their whole foraging range. Nevertheless, the use of waterbodies and urban areas for foraging was low during the breeding period. The St. Lawrence River and its main tributaries seemed to act as travel routes, while urban areas in the vicinity of the colony were over flown en route to foraging sites. The mean cover of intensive cultures was higher in foraging patches than in movement patches. Not surprisingly, woodlots were over flown but not used for foraging. Intensive cultures lands, landfills, and transshipment centres were the main selected habitats by foraging gulls, when comparing foraging patches to movement patches using RSFs.

1.5.1 ENERGETIC TRADE-OFFS IN INTENSIVE CULTURES, LANDFILLS, AND TRANSHIPMENT CENTRES

A strong selection for intensive cultures during the incubation period was detected. It is difficult to differentiate the confounding effect of the breeding stage from the timing of field work and the food availability in agricultural lands. The positive effect of soil preparation and seed sowing on the abundance of gulls in agricultural lands during the incubation period supports our second hypothesis. During our surveys, we observed that gull abundance in agricultural lands was greater on bare soil. Half of the gulls' diet in agricultural lands was made of annelids, which are more accessible when tractors are ploughing and harrowing. Sibly and McCleery (1983) have shown the positive effect of ground wetness due to rainfall on the availability of annelids and the use of agricultural lands by gulls. However, neither the RSFs nor the Cox models have detected such an effect. The other half of the gulls' diet in agricultural lands was made of soybeans and corn, which availability increases when tractors are sowing (e.g., seeds accidentally dropped along road and field edges when farmers fill their seeders and seeds sown in superficial ground; Patenaude-Monette, pers. obs.).

According to RSFs, there was also a positive effect of landfills and transshipment centres on the probability that a Ring-billed Gull foraged within a patch that contained this habitat. Sinuosity index showed that gulls follow straight movement paths when leaving the Deslauriers Island colony, suggesting that landfills and transshipment centres are targeted foraging sites upon departure from the colony. Therefore, gulls rarely encounter a landfill or a transshipment centre randomly. However, landfills and transshipment centres varied in terms of accessibility (distance from the colony and deterrence program efficiency) and volume of refuse. Thus, we expected to find an interaction between the distance from the colony and the presence of a landfill or a transshipment centre because deterrence programs are less effective or inexistent at the furthest landfills. Almost no gulls use the Lachenaie landfill which is the closest to the colony (8 km), because of an effective falconry scaring program (Thiériot, 2011). However, we failed to find such a relationship using the RSFs or the Cox models. The interaction was probably not detected because a transshipment centre located only 12 km from

the colony was frequently visited by gulls. Although smaller than a landfill, this transshipment centre had no deterrence program.

The Cox model provided more details about the intensity of use of the intensive cultures, landfills, and transshipment centres. Intensive cultures cover increased the residence time in a patch, decreasing the risk of leaving a patch up to 16.6% for a patch with 100 % cover of intensive cultures. This is much less than the effect of landfills/transshipment centres. Indeed, the presence of a landfill/transshipment centre reduced the risk of leaving the patch by almost 50%. If residence time is correlated with patch quality, it means that landfills and transshipment centres are perceived as better food sources. When refuse food items occurred in boli, they accounted for a much larger proportion of the bolus than any other food items. Furthermore, both the mean bolus mass and the mean energy content of food were much larger in landfills. This gain must be significant because gulls spent a long time foraging for them. For instance, at the Ste-Sophie landfill where the shooting program is not quite as efficient as the falconry program conducted at the Terrebonne landfill, gulls remain for longer periods in the patch waiting for feeding opportunities (no scaring activities) next to the active tipping area (Thiériot 2012). This sit-and-wait strategy is supported by the low proportion of time feeding observed at the Ste-Sophie landfill.

In the absence of deterrence activities, gulls should obtain their maximum load sooner in a patch of high quality (Iwasa *et al.*, 1981). In fact, gulls seem to rapidly reach satiation in the three landfills/transshipment centres with no deterrence program, leaving the patches sooner where these sites were present (Thiériot, 2011). Thus, while residence time varied with presence of deterrence activities, Cox model is informative about behaviour at feeding sites (waiting to reach food), but residence time cannot be relevant to assess patch quality in a context of fixed-amount strategy (Iwasa *et al.*, 1981; Bastille-Rousseau, *et al.*, 2010, Beyer *et al.*, 2010). Energy value of food is only one of the metrics that can be used to describe food quality. For instance, Pierotti et Annett (1987) have demonstrated that amino acids were particularly important for the growth of chicks and these amino acids could be lacking in refuse food items. In agricultural fields, the annelids and arthropods resource near the surface of the ground seems to deplete more quickly in a field than the refuse food in a

landfill or a transshipment centre, where the resource is rapidly renewed. Sibly and McCleery (1983b) have shown a positive relationship between the abundance of gulls in agricultural lands and the biomass of worms near the surface of the ground. Gulls must therefore leave their foraging patch to pursue a tractor or to visit another field when annelids become less abundant and/or less available, reducing their residence time (Welham and Ydenberg, 1988).

In an energetic trade-off perspective, foraging in intensive cultures, landfills and transshipment centres are likely profitable choices. According to central-place foraging theory, habitat accessibility is negatively correlated to distance to nest as travel costs (time, energy) increase with distance (Rosenberg and McKelvey, 1999; Matthiopoulos, 2003). Therefore, we can hypothesize lower travel costs associated with foraging in intensive cultures. During the incubation phase, the trade-off of less energetic but nearest food could provide a profitable net energy gain to foraging gulls. Use of landfills and transshipment centres may also result from an energetic trade-off. With their highest mean energy content of food, they could provide a significant net energy gain to gulls despite of higher costs linked to both travel and avoidance of deterrence activities. Nevertheless, the continuous improvement of deterrence programs in recent years has probably decreased those payoffs, explaining that landfill and transshipment centres were present in less than 5% of foraging patches of all individuals.

1.5.2 TIME CONSTRAINTS IN URBAN AREAS

Gulls are also known to feed on refuse in commercial and residential areas and on handouts offered by citizens (Belant *et al.*, 1997). Nevertheless, according to RSFs and Cox models, gulls avoided foraging in urban areas during the breeding period, with a stronger effect near the colony. Refuse food is probably less predictable in urban areas than in landfills and transshipment centres: the proportion of time foraging was very low in urban areas where gulls adopted a sit-and-wait strategy to exploit spatially and temporally scattered feeding opportunities (e.g., people handouts and overfilled garbage bins). Furthermore, Montreal's high density commercial and residential areas were about 20 km from the colony. Despite that urban refuse food items can also present high energy contents, the time to gather

enough food items to exceed foraging costs is therefore probably too long, particularly during the rearing period in regard to time constraints (Shaffer *et al.*, 2003). This may however prove different during the post-breeding period as Ring-billed Gulls are then actively using urban areas (Girault, unpublished data).

1.6 CONCLUSION

Overall, both RSFs and Cox models gave coherent results. Nevertheless, Cox models allowed more accurate determination of the intensity of use, which help to assess habitat patch quality and to better understand behaviour of the gulls in those patches. Combining RSFs and residence time analyses to survey data, diet characterization and calorimetry analyses allowed us to further depict habitat use from an energetic perspective. This is a step in upscaling foraging theory (Owen-Smith *et al.*, 2010). Nevertheless, some factors were neglected in our models. For instance, the spatial distribution of conspecifics is a key determinant of density-dependent habitat selection processes (Beauchamp *et al.*, 1997; Giraldeau and Caraco, 2000), but is still difficult to assess at the landscape level (Gaillard *et al.*, 2010). Accurate estimates of food intake rate in patches is another important factor that was not considered in our study but can now be assessed with new data logger technology (Weimerskirch *et al.*, 2007). More importantly, data on the breeding performance of individuals fitted with a data logger could provide relevant information on mid-term benefits of habitat choice and would be the key to better understand the link between movement behaviour, habitat selection, and fitness within heterogeneous landscapes (Gaillard *et al.*, 2010).

CONCLUSION

ÉCOLOGIE DU DÉPLACEMENT ET SÉLECTION D'HABITATS

Si le nombre de publications traitant de l'écologie du déplacement est en constante progression, encore peu d'entre elles ont traité des déplacements de quête alimentaire (Holyoak *et al.*, 2008). La plupart des études se sont limitées à étudier l'occurrence du déplacement sans identifier les besoins et les contraintes qui forgent les déplacements des animaux. Mon suivi des Goélands à bec cerclé dans la région de Montréal est en ce sens unique, tant par la précision des localisations et leur fréquence élevée, que par la grande hétérogénéité du paysage rencontré. Combiné à des données comportementales et des informations sur l'alimentation, ce jeu de données m'a permis d'étudier le déplacement d'une espèce d'oiseau dans une perspective d'optimisation et de compromis énergétique.

La qualité des informations soutirées d'un tel jeu de données dépend aussi de la méthodologie employée pour son analyse. Il en existe maintenant une panoplie pour étudier le déplacement des animaux. Par contre, chacune de ces méthodes est basée sur des prémisses présentant des différences subtiles qui doivent être considérées. Par conséquent, le choix de la méthodologie peut grandement influencer et limiter l'interprétation des résultats. En combinant différentes analyses (fonction de sélection de ressources, modélisation du temps de résidence, observations comportementales et calorimétrie), j'ai pu répondre à des questions d'ordre comportemental à l'échelle du paysage. Mes résultats supportent l'idée que la complexité de l'écologie du déplacement requiert une complémentarité des échantillonnages et des analyses (Bastille-Rousseau *et al.*, 2010).

J'ai mis en lumière une fraction du processus impliqué dans le déplacement des Goélands à bec cerclé nicheurs qui résulte d'un compromis dans leur utilisation du territoire durant leur quête alimentaire. J'ai basé mon analyse et l'interprétation des résultats sur les coûts et bénéfices à court terme de l'utilisation des différents types d'habitats d'alimentation. Pour pousser plus loin la compréhension de la sélection d'habitats d'alimentation par les

goélands ou d'autres animaux, il serait essentiel d'établir plus de liens entre les différentes stratégies de quête alimentaire (régimes alimentaires, différences dans l'utilisation du paysage) et les performances individuelles à moyen terme. D'un côté, le suivi télémétrique devrait être jumelé à la consignation de données sur le comportement alimentaire dans les sites d'alimentation (e.g., taux d'ingestion, voir Weimerskirch *et al.*, 2007). D'un autre côté, le succès de nidification (e.g., nombre d'oisillons à l'envol) pourrait être utilisé comme indice de l'aptitude (*fitness*).

HABITATS D'ALIMENTATION DU GOÉLAND À BEC CERCLÉ

Mes résultats révèlent l'importance relative de certains types d'habitats pour l'alimentation des Goélands à bec cerclé nichant dans la plus grande colonie du Sud du Québec. Ils appuient d'abord l'attractivité des lieux d'enfouissement technique (LET) et des centres de transbordement. Selon mes modèles d'utilisation des habitats, les goélands sélectionnent positivement ces sites : lorsque les goélands vol à proximité d'un LET, c'est généralement pour s'y attarder. De plus, la masse moyenne et la valeur énergétique moyenne des bols alimentaires y sont plus élevées. Les localisations des goélands aux LET et aux centres de transbordement sont plus souvent liées à un comportement de quête alimentaire qu'à un déplacement transitoire entre deux sites d'alimentation. La grande attractivité des LET pourrait expliquer la croissance exponentielle de la population de Goélands à bec cerclé de Montréal dans les années 80 (Fig. 1). Toutefois, le nombre total d'arrêts dans ces sites était plutôt faible chez les oiseaux marqués. Au milieu des années 1990, les plaintes concernant les nuisances attribuées aux goélands dans les LET de la région de Montréal (essentiellement le dérangement engendré en milieu résidentiel par le corridor de vol entre la colonie et les sites d'enfouissement) ont débouché sur divers programmes d'effarouchement (Nove Environnement inc. et Genivar, 2007). Ces programmes ont pour but de diminuer l'accessibilité des LET comme source de nourriture et d'empêcher les goélands de s'y nourrir. Si plusieurs goélands continuent de sélectionner ces sites, le nombre limité de visites aux LET et dans les centres de transbordement par l'ensemble des oiseaux suivis laisse croire en l'efficacité des mesures d'effarouchement pour en réduire l'accessibilité. Ceci est d'ailleurs supporté par une récente étude aux LET de Ste-Sophie et Lachenaie (Thieriot,

2011), ce qui pourrait expliquer la stabilisation de la population de Goélands à bec cerclé de la région de Montréal, voire son léger déclin (Fig. 1).

Le milieu agricole couvre une bonne partie de l'aire parcourue par les goélands dans leur quête alimentaire. Comme ailleurs dans le monde, les pratiques agricoles se sont intensifiées dans le Sud du Québec à la fin du XX^e siècle par l'augmentation des superficies de cultures annuelles (Bélanger et Grenier, 2002; Jobin *et al.*, 2003). La diminution de la diversité des cultures, l'accroissement de la mécanisation, l'avancement des semences et des récoltes durant la saison, l'utilisation de fertilisants et de pesticides ont grandement influencé la dynamique des écosystèmes agricoles (Benton *et al.*, 2003; Tschamtkke *et al.*, 2005). Si cette intensification nuit à plusieurs espèces d'oiseaux (Murphy, 2003; Donald *et al.*, 2006; Ghilain et Bélisle, 2008), plusieurs espèces de Laridés en profitent pour s'y nourrir d'invertébrés (Welham, 1987; Schwemmer *et al.*, 2008). Nos résultats montrent que les goélands sélectionnent positivement les cultures annuelles lorsque les sols dénudés sont travaillés par la machinerie agricole (herse et labour). La masse moyenne et la valeur énergétique moyenne des bols alimentaires en milieu agricole sont par contre plus faibles que dans les LET et les sites de transbordement. Toutefois, la proximité de la colonie de l'île Deslauriers à de grandes superficies de cultures annuelles rend ces milieux plus accessibles tout en réduisant les coûts en énergie et en temps pour les visiter (Wakefield *et al.*, 2011; Matthiopoulos, 2003).

Durant la période de nidification, les goélands reproducteurs sélectionnent peu les milieux urbains pour s'y alimenter. Le caractère spontané et dispersé, et donc peu prévisible temporellement et spatialement, des ressources alimentaires dans ce milieu le rend probablement peu attrayant, surtout en regard du temps requis pour acquérir la nourriture vs. les besoins des jeunes qui attendent au nid. De ce point de vue, l'amélioration de la collecte municipale des ordures (poubelles et contenants à déchets fermés, amendes aux citoyens pour des déchets sur les bords de rue et dans les ruelles en dehors des périodes de collecte, etc.) ont diminué l'accessibilité de la nourriture de source anthropique en milieu urbain. Après la saison de reproduction ou pour les oiseaux non-reproducteurs, les contraintes d'énergie et de temps liées à la nidification ont disparu et ces oiseaux peuvent alors profiter des opportunités

spontanées d'alimentation en milieu urbain à moindre coûts. Je n'ai pas évalué cet aspect et des travaux ultérieurs devraient se pencher sur le comportement alimentaire des goélands non-reproducteurs et de tous les Goélands à bec cerclé en dehors de la période de nidification. Cela permettrait d'avoir une meilleure compréhension du comportement des goélands tout au long de l'année.

Outre les déchets comestibles et les annélides, les goélands se nourrissent aussi d'une quantité non négligeable d'arthropodes pris en milieux aquatiques, riverains et agricoles. L'identification des arthropodes dans nos échantillons a été limitée à la famille, voire à l'ordre. Ce niveau taxonomique ne permet pas d'identifier les espèces considérées nuisibles et dont les populations pourraient être en partie contrôlées par le grand nombre de goélands qui s'en nourrissent. Une identification plus détaillée des arthropodes consommés par les populations de goélands permettrait de mieux comprendre le rôle écologique qu'ils peuvent jouer dans la dynamique de certaines populations d'arthropodes.

Dans leur ensemble, les résultats de cette étude montrent bien le comportement alimentaire opportuniste du Goéland à bec cerclé (Ryder, 1993; Brousseau *et al.*, 1996). Le fait que les goélands visitent des sites séparés d'une distance moyenne entre 14 et 18 km de la colonie pendant l'incubation et l'élevage (maximum de 63 km) et ce, au sein d'un paysage fortement hétérogène, supportent en effet l'idée qu'ils soient capables de profiter d'une panoplie d'opportunités d'alimentation.

GESTION DES POPULATIONS DE GOÉLANDS À BEC CERCLÉ

Dans le cadre de la gestion d'une espèce jugée surabondante et nuisible par certains, il est nécessaire de détailler l'utilisation des différents types d'habitats par les animaux. En effet, une meilleure connaissance de l'utilisation des habitats permet de déceler les conflits potentiels avec les humains dans ces habitats. Nos résultats nous permettent donc d'évaluer certaines mesures qui sont prises ou qui devraient être prises pour limiter ces conflits.

Les méthodes d'effarouchement implantées dans deux LET de la région de Montréal ont diminué l'attractivité de ces deux sites (Thiériot, 2011), celles-ci devraient être étendues aux autres LET de la région de Montréal. L'évitement par les goélands des centres de transbordement fermés, où le transfert des matières résiduelles se fait à l'intérieur des bâtiments, démontre aussi la possibilité de réduire au minimum la disponibilité de la nourriture à ces sites. Ultimement, l'implantation progressive du traitement des matières organiques par biométhanisation et compostage pourrait réduire considérablement la disponibilité de matière organique d'origine anthropique dans les LET, voire rendre inutile les programmes d'effarouchement.

Si la présence d'espèces de Laridés en milieux agricoles a été plusieurs fois documentée, il est très peu question des nuisances causées dans ces sites (Sibly et McCleery, 1983; Schwemmer *et al.*, 2008). Il est donc peu indiqué de prendre des mesures pour contrôler l'accessibilité des cultures annuelles aux goélands. Et même si cela s'avérait nécessaire, il serait difficile d'employer les mêmes méthodes qui ont du succès dans les LET, vue la vaste étendue du milieu agricole de la vallée du Saint-Laurent. Les goélands sélectionnant essentiellement les sols dénudés pendant la préparation du sol, un retour à une plus grande mixité des cultures (e.g. augmentation des superficies en pâturages) et de nouvelles pratiques diminuant l'accès des sols dénudés (e.g. semis directs) permettrait peut-être à terme une diminution de la ressource alimentaire en annélides et en arthropodes pour les goélands en milieu agricole.

Finalement, selon nos inventaires, la présence des Goélands à bec cerclé dans les différents habitats varie au cours de la période de l'année où ces goélands sont présents dans la région de Montréal (données non publiées). Par conséquent, les nuisances peuvent aussi être différentes selon la saison. De plus, si les préoccupations des citoyens doivent être évaluées, les nuisances causées par les goélands devraient aussi être évaluées de manière objective, pour distinguer la perception subjective des citoyens des réels impacts négatifs ou positifs que peuvent avoir les goélands sur leur environnement et sur les populations humaines. Les décisions en gestion devraient être prises en combinant des données objectives sur la problématique aux préoccupations des citoyens (Chase *et al.*, 2000). Il faut donc

moduler les interventions de gestion en fonction des saisons, des nuisances réelles et du seuil de tolérance de la population. Le Goéland à bec cerclé étant présent sur un vaste territoire, la gestion intégrée de sa population est une nécessité pour s'assurer de la coordination entre tous les intervenants concernés. Il en va de l'efficacité de la gestion de cette espèce qui, tout comme plusieurs espèces de laridés, a une très grande capacité d'habitation et d'adaptation face aux changements dans son environnement, y compris les interventions de gestion (Blokpoel et Spaans. 1991; Cook *et al.*, 2008; Soldatini *et al.*, 2008).

RÉFÉRENCES

- Aarts, G., MacKenzie, M., McConnell, B., Fedak, M. et Matthiopoulos, J. 2008 Estimating space-use and habitat preference from wildlife telemetry data. *Ecography* **31**: 140–160.
- Altmann, J. 1974. Observational study of behavior: Sampling methods. *Behaviour*, **49**: 227–267.
- Annett, C.A. et Pierotti, R. 1999. Long-term reproductive output Western gulls: consequences of alternative tactics in diet choice. *Ecology* **80**: 288–297.
- Bastille-Rousseau, G., Fortin, D. et Dussault, C. 2010. Inference from habitat-selection analysis depends on foraging strategies. *Journal of Animal Ecology* **79**: 1157–1163.
- Bastille-Rousseau, G., Fortin, D., Dussault, C., Courtois, R. et Ouellet, J.-P. 2011. Foraging strategies by omnivores: are black bears actively searching for ungulate neonates or are they simply opportunistic predators? *Ecography* **34**: 588–596.
- Barraquand, F. et Benhamou, S. 2008. Animal movements in heterogeneous landscapes: identifying profitable places and homogeneous movement bouts. *Ecology* **89**: 3336–3348.
- Bates, D., Maechler, M. et Bolker, B. 2011. Lme4: Linear mixed-effects models using S4 classes. R package version 0.999375-39. <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>
- Bélanger, L. et Grenier, M. 2002. Agriculture intensification and forest fragmentation in the St. Lawrence valley, Québec, Canada. *Landscape Ecology* **17**: 495–507.
- Beauchamp, G., M. Bélisle, et L.-A. Giraldeau. 1997. Influence of conspecific attraction on the spatial distribution of learning foragers in a patchy habitat. *Journal of Animal Ecology* **66**: 671–682.
- Belant, J. L. 1997. Gulls in urban environments: landscape-level management to reduce conflict. *Landscape and Urban Planning* **38**: 245–258.
- Belant, J. L., Ickes, S.K., and Seamans, T.W. 1998. Importance of landfills to urban-nesting herring and ring-billed gulls. *Landscape and Urban Planning* **43**: 11–19.
- Benhamou, S. 1992. Efficiency of area-concentrated searching behaviour in a continuous patchy environment. *Journal of Theoretical Biology* **159**: 67–81.

- Benton, T. G., Vickery, J. A. et J. D. Wilson. 2003. Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology & Evolution* **18**:182-188.
- Bernstein, C., Kacelnik, A. et Krebs, J. R. 1991. Individual decisions and the distribution of predators in a patchy environment. II. The influence of travel costs and structure of the environment. *Journal of Animal Ecology* **60**:205-225.
- Beyer, H. L., Haydon, D. T., Morales, J. M., Frair, J. L., Hebblewhite, M., Mitchell, M. et Matthiopoulos, J. 2010. The interpretation of habitat preference metrics under use-availability designs. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* **365**: 2245–2254.
- Blokpoel, H. et Spaans, A. L. 1991. Introductory remarks: superabundance in gulls: causes, problems and solutions. Dans *Acta XX Congressus internationalis ornithologici*, Christchurch, New Zealand (B.P. Bell, R.O. Cossee, J.E.C Flux, B.D. Heather, R.A. Hitchmough, C.J.R. Robertson and M.J. Williams, éditeurs) Volume 4, p. 2359-2361.
- Brousseau, P., Lefebvre, J., et Giroux, J.F. 1996. Diet of ring-billed gull chicks in urban and non-urban colonies in Quebec. *Colon. Waterbirds* **19**: 22-30.
- Brown, K.M., et Ewins, P.J. 1996. Technique-dependent biases in determination of diet composition: An example with Ring-Billed Gulls. *Condor* **98**: 34-41.
- Brow
- n, J. S. et Morgan, R. A. 1995. Effects of foraging behavior and spatial scale on diet selectivity : a test with fox squirrels. *Oikos* **74**: 122–136.
- Burnham, K. P. et Anderson, D. R. 2002. *Model Selection and Multimodel Inference: a Practical Information-theoretic Approach*. Springer-Verlag, 448 p.
- Buskirk, S. W. et Millspaugh, J. J. 2006. Metrics for studies of resource selection. *Journal of Wildlife Management*. **70**: 358–366.
- Cagnacci, F., Boitani, L., Powell, R. A. et Boyce, M. S. 2010. Animal ecology meets GPS-based radiotelemetry: a perfect storm of opportunities and challenges. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* **365**: 2157–2162.
- Chase, L. C., Schusler, T. M. et Decker, D. J. 2000. Innovations in Stakeholder Involvement: What's the Next Step? *Wildlife Society Bulletin* **28**: 208-217.

- Cleary, E. C., Wright, S. E., Dolbeer, R. A. 1997. Wildlife strikes to civilian aircraft in the United States, 1993-1995. Federal Aviation Administration, Office of Airport Safety and Standards, Washington DC, Ser. Rep. 2., 33 pp.
- Conover, M.R. 1983. Recent changes in ring-billed and California gull populations in the western United States. *Wilson Bull.* **95**(3): 362-383.
- Cook, A., Rushton, S, Allan, J. et Baxter, A. 2008. An evaluation of techniques to control problem bird species on landfill sites. *Environmental Management* **41**: 834-843.
- Cox, D.R. 1972. Regression Models and Life-Tables. *Journal of the Royal Statistical Society* **34**(2): 187-220.
- Dolbeer, A. D., Wright, S. E. and Cleary, E. C. 2000. Ranking the hazard level of wildlife species to aviation. *Wildlife Society Bulletin* **28**: 372-378.
- Donald, P. F., Sanderson, F. J., Burfield, I. J. et van Bommel, F. P. J. 2006. Further evidence of continent-wide impacts of agricultural intensification on European farmland birds, 1990–2000. *Agriculture Ecosystems and Environment* **116**: 189–196.
- Duhem, C., Roche, P., Vidal, E., and Tatoni, T. 2008. Effects of anthropogenic food resources on yellow-legged gull colony size on Mediterranean islands. *Population Ecology* **50**: 91-100.
- Fauchald, P. et Tveraa, T. 2003. Using first-passage time in the analysis of area-restricted search and habitat selection. *Ecology* **84**: 282-288.
- Fauchald, P. et Tveraa, T. 2006. Hierarchical patch dynamics and animal movement pattern. *Oecologia* **149**: 383-395.
- Frair, J. L., Fieberg, J., Hebblewhite, M., Cagnacci, F., DeCesare, N. J. et Pedrotti, L. 2010. Resolving issues of imprecise and habitat-biased locations in ecological analyses using GPS telemetry data. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* **365**: 2187–2200.
- Freitas, C., Kovacs, K. M., Lydersen, C. et Ims, R. A. 2008. A novel method for quantifying habitat selection and predicting habitat use. *Journal of Applied Ecology* **45**: 1213-1220.
- Fretwell, S.D. et Lucas, S. 1969. On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. I. Theoretical development. *Acta Biotheoretica*. **19**: 16-36.

- Gaillard, J.-M., Hebblewhite, M., Loison, A., Fuller, M., Powell, R., Basille, M. et Van Moorter, B. 2010. Habitat-performance relationships: finding the right metric at a given spatial scale. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* **365**: 2255-2265.
- Ghilain, A. et Bélisle, M. 2008. Breeding success of tree swallows along a gradient of agricultural intensification. *Ecological Applications* **18**: 1140-1154.
- Giraldeau, L.-A. and T. Caraco. 2000. *Social foraging theory*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Holyoak, M., Casagrandi, R., Nathan, R., Revilla, E. et Spiegel, O. 2008. Trends and missing parts in the study of movement ecology. *PNAS* **105**: 1906-19065.
- Iwasa, Y., Higashi, M. et Yamamura, N. 1981. Prey distribution as a factor determining the choice of optimal foraging strategy. *American Naturalist* **117**: 710-723.
- Jobin, B., Beaulieu, J., Grenier, M., Bélanger, L., Maisonneuve, C., Bordage, D. et Filion, B. 2003. Landscape changes and ecological studies in agricultural regions, Québec, Canada. *Landscape Ecology* **18**:575-590.
- Johnson, A. R., Wiens, J. A., Milne, B. T. et Crist, T. O. 1992. Animal movements and population dynamics in heterogeneous landscapes. *Landscape Ecology* **7**:63-75.
- Johnson, D. H. 1980. The Comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology* **61**: 65-71.
- Kareiva, P., and G. Odell. 1987. Swarms of predators exhibit "preytaxis" if individual predators use area-restricted search. *American Naturalist* **130**: 223-270.
- Krebs, J.R. et Davies, N.B. 1993. *An introduction to behavioural ecology*. Oxford Blackwell Scientific, UK, 432 p.
- Lagrenade, M.-C., and Mousseau, P. 1981. Reproduction des goélands à bec cerclé à l'île de la Cuvée. *Le Naturaliste canadien* **108**: 119-130.
- Lévesque, B., Brousseau, P., Bernier, F., Dewailly, E., and Joly, J. 2000. Study of the bacterial content of ring-billed gull droppings in relation to recreational water quality. *Water Resource*. **34**: 1089-1096.
- Lima, S.L., and Zollner, P.A. 1996. Towards a behavioral ecology of ecological landscapes. *Trends in Ecology and Evolution* **11**: 131-135.

- Manly, B.F.J., McDonald, L.L., Thomas, D.L., McDonald, T.L. et Erickson, W.P. 2002. Resource Selection by Animals: Statistical Design and Analysis for Field Studies. Second Edition, Kluwer Academic, 221 p.
- Matthiopoulos, J. 2003. The use of space by animals as a function of accessibility and preference. *Ecological Modeling* **159**: 239-268.
- Moreau, C. 2012. Perception des citoyens concernant la présence des goélands en milieu urbain et péri-urbain. Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Montréal.
- Mousseau, P. 1984. Établissement du Goéland à bec cerclé, (*Larus delawarensis*) au Québec. *Canadian Field Naturalist* **98**: 29-37.
- Murphy, M. T. 2003. Avian population trends within the evolving agricultural landscape of eastern and central United States. *Auk* **120**: 20-34.
- Mysterud, A., et Ims, R.A. 1998. Functional responses in habitat use: Availability influences relative use in trade-off situations. *Ecology* **79**: 1435-1441.
- Nathan, R., Getz, W. M., Revilla, E., Holyoak, M., Kadmon, R., Saltz, D. et Smouse, P. E. 2008. A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research. *PNAS* **105**: 19052-19059.
- NOVE Environnement et Genivar. 2007. Exploitation du secteur nord du lieu d'enfouissement technique, Ville de Terrebonne - secteur Lachenaie: étude d'impact sur l'environnement déposée au MDDEP. Volume 1, rapport principal, pagination diverse.
- Olsson, O., Brown, J. S. et Helf, K. L. 2008. A guide to central place effects in foraging. *Theoretical Population Biology* **74**: 22-33.
- Orians, G.H., Pearson, N.E., Horn, D.J., Mitchell, D.R. et Stairs, G.R. 1979. Analysis of ecological systems. Columbus (USA), Ohio State University Press. « On the theory of central place foraging ». p. 155.
- Owen-Smith, N., Fryxell, J. M. et Merrill, E. H. 2010. Foraging theory upscaled: the behavioural ecology of herbivore movement. *Philosophical Transaction of Royal Society B* **365**: 2267-2278.
- Pankratz, V. S., de Andrade, M. et Therneau, T. M. (2005) Random-effects Cox proportional hazards model: general variance components methods for time-to-event data. *Genetic Epidemiology* **28**: 97-109.

- Pierotti, R. et Annett, C.A. 1987. Reproductive consequences of dietary specialization and switching in an ecological generalist. Pages 417-442 dans Foraging Behaviour (A. C. Kamil, J. Krebs, et R. Pulliam, Eds). Plenum Press, New York.
- Pierotti, R., et Annett, C.A. 1991. Diet choice in the herring gull: constraints imposed by reproductive and ecological factors. *Ecology* **72**: 319-328.
- Pons, J. M. 1992. Effects of changes in the availability of human refuse on breeding parameters in a Herring Gull (*Larus argentus*) population in Brittany, France. *Ardea* **80**: 143-150.
- Racine, F. 2011. Présence et utilisation d'information sociale dans une colonie de Goélands à bec cerclé. Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Montréal, 44 p.
- Rosenberg, D. K. et K. S. McKelvey. 1999. Estimation of habitat selection for central place foraging animals. *Journal of Wildlife Management* **63**: 1028-1038.
- Ryder, J.P. 1993. Ring-billed Gull (*Larus delawarensis*), The Birds of North America Online (A. Poole, Ed.). Ithaca: Cornell Lab of Ornithology. Consulté en ligne: <http://bna.birds.cornell.edu/bna/species/033>.
- Schick, R. S., Loarie, S. R., Colchero, F., Best, B. D., Boustany, A., Conde, D. A., Halpin, P. N., Joppa, L. N., McClellan, C. M. et Clark, J. S. 2008. Understanding movement data and movement processes: current and emerging directions. *Ecology Letters* **11**: 1338-1350.
- Schoen, M. E. et Ashbolt, N. J. 2010. Assessing pathogen risk to swimmers at non-sewage impacted recreational beaches. *Environmental Science & Technology* **44**: 2286-2291.
- Schwemmer, P., Garthe, S. et R. Mundry. 2008. Area utilization of gulls in a coastal farmland landscape: habitat mosaic supports niche segregation of opportunistic species. *Landscape Ecology* **23**: 355-367.
- Shaffer, S.A., Costa, D.P., and Weimerskirch, H. 2003. Foraging effort in relation to the constraints of reproduction in free-ranging albatrosses. *Functional Ecology* **17**: 66-74.
- Shamoun-Baranes, J., et van Loon, E. 2006. Energetic influence on gull flight strategy selection. *Journal of Experimental Biology* **209**: 3489-3498.
- Sibly, R.M., and McCleery, R.H. 1983. The distribution between feeding sites of herring gulls breeding at Walney island, U.K. *Journal of Animal Ecology* **52**: 51-68.

- Smith, G.C., and Carlile, N. 1993. Food and feeding ecology of breeding silver gulls (*Larus novaehollandiae*) in urban. Colonial Waterbirds **16**: 9-17.
- Soldatini, C., Albores-Barajas, Y. V., Torricelli, P. et Mainardi, D. 2008. Testing the efficacy of deterring systems in two gull species. Applied Animal Behaviour Science **110**: 330-340.
- Soller, J. A., Schoen, M. E., Bartrand, T., Ravenscroft, J. E. et Ashbolt, N. J. 2010. Estimated human health risks from exposure to recreational waters impacted by human and non-human sources of faecal contamination. Water Research **44**: 4674-4691.
- Stephen, D. W. et Krebs, J. R. 1986. Foraging theory. Princeton University Press, 247 p.
- Therneau, T. et Lumley, T. 2010. Survival: Survival analysis, including penalised likelihood. R package version 2.36-2. <http://CRAN.R-project.org/package=survival>
- Therneau, T. 2009. Coxme: Mixed Effects Cox Models.. R package version 2.0. <http://CRAN.R-project.org/package=coxme>
- Thiériot, E. 2012. Évaluation de l'efficacité des méthodes d'effarouchement du Goéland à bec cerclé dans les lieux d'enfouissement technique. Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Montréal, xx p.
- Tscharntke, T., Klein, A.M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I. et Thies, C. 2005. Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity: ecosystem service management. Ecology Letters **8**: 857-874.
- Vermeer, K., Power, D. et Smith, G.E.J. 1988. Habitat selection and nesting biology of roof-nesting glaucous-winged gulls. Colonial Waterbirds **11**: 189-201.
- Verreault, J., Skaare, J. U., Jenssen, B. M. Et Gabrielsen, G. W. 2004. Effects of organochlorine contaminants on thyroid hormone levels in arctic breeding Glaucous Gulls, *Larus hyperboreus*. Environmental Health Perspectives **112**: 532-537.
- Wakefield, E. D., Phillips, R.A., Trathan, P. N., Arata, J., Gales, R., Huin, N., Robertson, G., Waugh, S.M., Weimerskirch, H. et Matthiopoulos, J. 2011. Habitat preference, accessibility, and competition limit the global distribution of breeding Black-browed Albatrosses. Ecological Monographs **81**: 141-167.
- Welham, C.V.J. 1987. Diet and foraging behavior of ring-billed gulls breeding at Dog Lake, Manitoba. Wilson Bulletin. **99**: 233-239.

- Welham, C. V. J. et Ydenberg, R. C. 1988. Net energy versus efficiency maximizing by foraging ring-billed gulls. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **23**: 75-82.
- Weimerskirch, H., Pinaud, D., Pawlowski, F. *et* Bost, C.-A. 2007. Does prey capture induce area-restricted search? A fine-scale study using GPS in a marine top predator, the Wandering Albatross. *The American Naturalist* **170**: 734–743.
- Zollner, P. A. et Lima, S.L. 1999. Search strategies for landscape-level interpatch movements. *Ecology* **80**:1019-1030.
- - - - -